

RÉPONSE MÉTABOLIQUE DE COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES DE
SARRACENIA PURPUREA PROVENANT D'UN GRADIENT LATITUDINAL ET
EXPOSÉES À UN GRADIENT DE TEMPÉRATURE

par

Stéphanie Préfontaine

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, juin 2020

Le 5 juin 2020

le jury a accepté le mémoire de Madame Stéphanie Préfontaine dans sa version finale.

Membres du jury

Professeur Dominique Gravel
Directeur de recherche
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Timothée Poisot
Codirecteur de recherche
Département de sciences biologiques
Université de Montréal

Professeur Mark Vellend
Évaluateur interne
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Sébastien Rodrigue
Président-rapporteur
Département de biologie
Université de Sherbrooke

SOMMAIRE

Les changements climatiques exercent sur les espèces une pression qui les amène à se déplacer vers les pôles et en altitude. Puisque les espèces ne se déplacent pas toutes au même rythme, ce phénomène altère la composition et le fonctionnement des communautés. La température étant l'un des principaux facteurs à l'origine de ces bouleversements, il a donc été question d'étudier comment elle affecte les communautés à travers les espèces qui les composent.

Ce travail fait suite à une publication par Gray *et al.* (2016), dans lequel le métabolisme de communautés bactériennes de sarracénies pourpres (*Sarracenia purpurea*) provenant d'un vaste gradient latitudinal a été mesuré. Aucune différence n'a alors été observée dans la performance des communautés. Contrairement à ce qui est observé chez les espèces, cela ne concorde pas avec les prédictions de la théorie de la niche, selon laquelle les organismes devraient être adaptés localement à leur environnement. Cette réponse correspond mieux à la théorie métabolique de l'écologie (TME), qui prédit une augmentation exponentielle des taux métaboliques avec la température. La présente étude vise donc à comprendre le résultat obtenu chez ces communautés à travers le prisme de leur composition en espèce en tentant de concilier les deux théories. L'hypothèse a été émise que les espèces composant une communauté auraient une performance unimodale et que l'ensemble de leurs réponses se succéderaient dans un continuum restreint sous une enveloppe exponentielle conforme aux prédictions de la TME.

Les résultats obtenus suggèrent que la performance des espèces est limitée par une enveloppe, mais que celle-ci ne correspond que partiellement aux prédictions de la théorie métabolique. Il en est de même pour la réponse des communautés distinctes. Une courbe unimodale est bien celle représentant le mieux la réponse bactérienne. L'énergie d'activation de leur phase exponentielle étaient cependant loin des estimations de la théorie métabolique. Aucune tendance latitudinal n'a été observée dans la performance des souches bactériennes et chaque communauté possédait un assemblage bactérien similaire, du moins au regard de leur performance.

Cette étude met donc en relief certaines limites de la théorie métabolique de l'écologie. Elle permet néanmoins de mieux comprendre les liens entre les performances des com-

munautés et celle des individus qui les composent. Elle apporte également d'importantes connaissances sur les communautés du système d'étude, notamment quant à la diversité de niches occupées dans celles-ci.

MOTS-CLÉS : Théorie métabolique de l'écologie, théorie de la distribution des espèces, niche écologique, métabolisme, communautés bactériennes, sarracénie pourpre (*Sarracenia purpurea*), gradient de température, gradient latitudinal

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce mémoire n'a été possible que grâce à la collaboration d'un grand nombre de personnes que je tiens à remercier sincèrement. La première est certainement mon directeur, Dominique Gravel, pour la confiance qu'il a eu en moi et en mes compétences dès le début du projet. Il m'a laissée une grande latitude dans la manière dont je voulais développer ce projet ce qui m'a permis de développer mes capacités au maximum. Ses conseils constructifs et son enthousiasme constant pour le projet m'ont souvent donné la motivation nécessaire pour persévérer. Je tiens également à remercier Guillaume Blanchet, non seulement pour aide indispensable avec les statistiques, mais surtout pour sa grande disponibilité et pour son oreille attentive quant aux difficultés du parcours d'étudiant, et qui m'a aidé à surmonter des périodes plus difficiles. Je voudrais également remercier Alicia McGrew pour avoir élaborer en grande partie le protocole utilisé sur le terrain, ainsi qu'à tous les membres du laboratoire de Benjamin Baiser ayant participé à l'échantillonnage aux États-Unis. Pour leur aide indispensable, j'aimerais remercier Jonathan Brassard, pour son indéfectible motivation et son entêtement pour le travail bien fait autant en laboratoire que sur le terrain, et Daniel Garneau pour son aide avec le cytomètre, le microscope, le spectrophotomètre, les pipettes.... tous ces instruments pour lesquels j'ai eu besoin de son expertise essentielle. Un merci particulier à Étienne Low-Décarie pour son aide et ses conseils précieux afin d'améliorer mon protocole en cytométrie, son aide dans l'interprétation des sorties du cytomètre et sa réactivité pour répondre à mes courriels. Nos échanges ont été très riches et constructifs. Pour leur aide sur le terrain, un grand merci à Antoine Hénault et particulièrement Mathilde Besson, qui m'a également apporté son aide en laboratoire. Je voudrais aussi remercier François Rousseau pour son aide avec certains problèmes R et statistiques, mon comité de conseiller (Mark Vellend et Sébastien Rodrigue) ainsi que mon co-directeur, Timothée Poisot pour leurs conseils et leurs propositions ayant permis d'enrichir et de faire progresser le projet. Je veux également remercier tous les membres du laboratoire Gravel, qui ont toujours été prompt et enclin à apporter leur aide dès que demandée. Merci à ma famille qui m'a encouragé tout au long de ces années d'étude et qui a partagé mes joies et mes angoisses. Enfin, merci au CRSNG ainsi qu'à la Faculté des sciences de l'Université de Sherbrooke pour leur soutien financier.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	iv
REMERCIEMENTS	vi
LISTE DES ABRÉVIATIONS	ix
LISTE DES TABLEAUX	x
LISTE DES FIGURES	xi
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Problématique et état des connaissances	1
1.1.1 Théorie métabolique de l'écologie (TME)	3
1.1.2 Niche écologique	6
1.1.3 Gradient latitudinal	10
1.1.4 Sarracénie pourpre (<i>Sarracenia purpurea</i>)	12
1.1.5 Communautés bactériennes chez <i>Sarracenia purpurea</i>	13
1.1.6 Connaissances sur le métabolisme bactérien	15
1.1.7 Niche écologique bactérienne	20
1.1.8 Distribution latitudinale des bactéries	22
1.2 Objectifs et hypothèse	23
1.3 Méthodologie	25
1.3.1 Terrain	25
1.3.2 Laboratoire	25
1.3.2.1 Isolation des souches bactériennes	26
1.3.2.2 Mesure du taux de croissance bactérien	26
CHAPITRE 2 - UNIMODAL COLLECTIVE RESPONSE OF COM- MUNITIES TO A TEMPERATURE WITH NO SIGNS OF LOCAL ADAPTATION	29
2.1 Mise en contexte et contribution des auteurs	29
2.2 Abstract	30
2.3 Introduction	31
2.4 Material and method	33

2.5	Results	34
2.6	Discussion	40
2.7	Conclusion	41
2.8	Acknowledgements	42
2.9	Références	43
CHAPITRE 3 - DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION		47
3.1	Justification de la méthodologie	48
3.2	Retour critique sur les résultats	48
3.3	Retour critique sur la méthodologie	53
3.4	Questions soulevées et recherches complémentaires	55
3.5	Conclusion générale	55
ANNEXES		57
	Annexe A	57
	Annexe B	57
	Choix du milieu de croissance	57
	Choix de la méthode	58
	Test avec courbe d'étalonnage	62
	Test de répétabilité	64
	Annexe C	66
	Annexe D	68
	Annexe E	69
	Annexe F	70
BIBLIOGRAPHIE		71

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Abréviation	Définition	Page
DO	Densité optique	27
LLT	Limite létale minimale	11
NA	Agar nutritif	26
NB	Bouillon nutritif	26
TME	Théorie métabolique de l'écologie	2
TPC	Courbe de performance à la température	24
ULT	Limite létale maximale	11

LISTE DES TABLEAUX

TABLE 1	Arrhenius equation (1) followed by equations from Low-Décarie <i>et al.</i> (2017) (2-7).	36
TABLE 2	Fit for each equation for unique bacterial strains after the R^2 , the AIC and the log-likelihood.	37
TABLE 3	Nombre d'unités formant des colonies (UFC) en fonction du type de milieu utilisé à trois températures distinctes.	58
TABLE 4	Exemple d'une feuille de collecte de données sur les morphotypes bactériens.	67

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1	Quatre relations entre la niche et la dispersion des espèces.	7
FIGURE 2	Les quatre phases de la courbe de croissance microbienne en milieu fermé.	16
FIGURE 3	Figure d'Arrhenius représentant la relation entre la croissance logarithmique et la réciproque de la température absolue.	17
FIGURE 4	Regroupement des bactéries en classes selon leurs points cardinaux représentatifs.	19
FIGURE 5	Representation of the principal hypothesis and the corresponding results.	35
FIGURE 6	PCA results with the two main principal components.	39
FIGURE 7	Suivi de la croissance des souches bactériennes par densité optique 600 nm (DO) sur une période de 48 h.	57
FIGURE 8	Population bactérienne ayant grandi dans du NB et diluée dans différentes solutions.	60
FIGURE 9	Comparaison entre l'augmentation de la DO et du décompte bactérien par cytométrie.	61
FIGURE 10	Comparaison des valeurs théoriques et réelles obtenues lors d'un décompte de cellules par cytométrie.	63
FIGURE 11	Variation dans les taux de croissance de quatre bactéries ayant été soumises à trois températures différentes.	65
FIGURE 12	Localisation géographique des sites d'échantillonnage.	68
FIGURE 13	Température à laquelle le taux de croissance calculé était le plus élevé pour les 168 des 174 bactéries où il a pu être extrait de l'équation 4.	69
FIGURE 14	Taux de croissance mesuré pour toutes les bactéries appartenant à un même site aux 10 température testées.	70

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique et état des connaissances

Les changements climatiques représentent un problème d'envergure planétaire pour la biodiversité (Wiens et Graham, 2005). Il est donc judicieux d'étudier ce problème en considérant sa vaste portée spatiale et temporelle (Gaston *et al.*, 2009). Une meilleure compréhension de la réaction de la biodiversité face à des paramètres physiques de son environnement, comme la température, est primordiale (Calosi *et al.*, 2008). La température est une variable physique influençant de manière considérable les organismes, ce qui se répercute notamment sur leur abondance et leur distribution (Chown et Terblanche, 2006). Les changements climatiques affectent donc un grand nombre d'espèces au niveau mondial qui doivent ou devront éventuellement faire face à l'extinction en raison d'un climat inadéquat (Thomas *et al.*, 2004). Afin de pallier à ce problème, les espèces soumises à ces perturbations devront s'acclimater ou se déplacer dans le but de conserver un climat stable (Grigg et Buckley, 2013; Overgaard *et al.*, 2011). Cette seconde option est celle qui semble être préconisée par les espèces qui en ont la possibilité (Grigg et Buckley, 2013; Overgaard *et al.*, 2011; Wiens et Graham, 2005). D'ailleurs, des centaines d'espèces ont déjà amorcées leur mouvement vers les pôles et en altitude (Parmesan et Yohe, 2003).

Bien que les déplacements s'effectuent au niveau des espèces, ce sont les communautés et les écosystèmes qui sont altérés à l'échelle globale. Ces perturbations dans les assemblages d'espèces et la structure des écosystèmes risquent d'affecter les processus écologiques (Magozzi et Calosi, 2015). Les connaissances relatives au fonctionnement de ces réseaux sont donc nécessaires pour être en mesure de bien comprendre comment ceux-ci réagiront devant ces bouleversements. Notamment, il est possible de songer à l'arrivée d'espèces invasives, qui est l'une des menaces les plus importantes à la biodiversité (Magozzi et Calosi, 2015; Dirzo et Raven, 2003). Il sera plus facile de prédire leur arrivée en acquérant des connaissances sur l'importance du climat et de la niche dans l'implantation réussie de ces espèces dans un système (Wiens *et al.*, 2010; Wiens et Graham, 2005) et de prendre les mesures de protection et de gestion nécessaires. Les écosystèmes fournissent aux humains une abondance de services écologiques. Cependant, il faut s'attendre à une diminution

de ces services si la biodiversité des écosystèmes est réduite, tout particulièrement leur biodiversité fonctionnelle (Hooper *et al.*, 2012; Nelson *et al.*, 2009; Worm *et al.*, 2006). Il est donc indispensable de maîtriser les interactions présentes entre les différents systèmes et niveaux d'organisation.

Un outil permettant de s'attaquer à ce problème est la théorie métabolique de l'écologie (TME) (Brown *et al.*, 2004) qui permet de lier le métabolisme à la taille corporelle et à la température. Selon cette théorie, les taux métaboliques sont à la base de tous les processus écologiques qui surviennent à tous les niveaux d'organisation, de la cellule à l'écosystème. Ainsi, ses auteurs affirment qu'à partir du métabolisme d'un individu, il est possible de comprendre et d'expliquer la structure des niveaux d'organisation supérieurs. L'une des prédictions de cette théorie est que le métabolisme augmente de façon exponentielle avec la température. Cependant, la réponse métabolique individuelle des organismes qui est observée diffère. Effectivement, plusieurs études obtiennent plutôt une réponse unimodale parfois symétrique (Finstad *et al.*, 2014; Westman, 1980; Whittaker, 1956) ou asymétrique (Dell *et al.*, 2011; Austin et Smith, 1990; Austin, 1985). Certaines études observent également des types de réponses qui comportent plus d'un mode (Oksanen et Minchin, 2002; Austin et Smith, 1990). La réponse métabolique individuelle ne semble donc pas se conformer à la théorie en prenant une forme exponentielle. Toutefois, certaines études rapportent que cette réponse est observée lorsque la performance métabolique de l'ensemble d'une communauté est observée (Gray *et al.*, 2016; Regaudie-de Gioux et Duarte, 2012). Ainsi, il serait probable que la TME n'explique qu'une partie des phénomènes observés et que la combinaison de plusieurs théories entre elles soit nécessaire pour avoir une meilleure compréhension globale de la réponse métabolique des organismes.

Ce travail s'appuie de façon importante sur l'article de Gray *et al.* (2016). Cette étude s'est intéressée à l'effet de la température sur le fonctionnement des écosystèmes à travers l'adaptation locale et la structure des communautés. En utilisant comme modèle les communautés de sarracénies pourpres (*Sarracenia purpurea*) provenant d'un vaste gradient latitudinal en Amérique du Nord, les auteurs ont voulu tester l'importance de deux scénarios. Dans le premier, la température serait le facteur le plus important affectant le fonctionnement des écosystèmes, qui devrait donc augmenter sans considération pour la provenance d'origine de l'écosystème. Dans le second, le fonctionnement des écosystèmes serait plutôt dépendant de leur adaptation locale. Ainsi, leur fonctionnement devrait dimi-

nuer à l'exposition d'une température différente de celle de leur lieu d'origine, que cet écart soit positif ou négatif. La structure trophique des communautés a également été manipulée à travers l'ajout ou le retrait du prédateur principal de la communauté, la larve *Wyeomyia smithii*. Chaque communauté a ainsi été exposée aux températures moyennes de juin de tous les sites échantillonnés. L'interaction avec le prédateur a également été mesurée. Le fonctionnement des communautés a été mesuré grâce à quatre indicateurs, soit la respiration cellulaire, la production de phosphore, celle d'ammonium et la densité bactérienne. Selon leurs résultats, la température est le plus important facteur influençant les variables représentant le fonctionnement des communautés et ce, indépendamment de l'origine des communautés. La seule exception était pour la densité bactérienne, où l'origine était le facteur le plus important. Quant à l'effet du prédateur, il augmentait avec l'augmentation de la température. L'effet de la température dominant celui de l'adaptation locale pour la majorité des variables observées, les auteurs en ont conclu que les différences dans le fonctionnement des communautés et dans leur réponse face au réchauffement climatique s'expliquait probablement par des différences au niveau de leur taux métabolique. Pour expliquer ces différences, une avenue intéressante est de se pencher sur leur composition en espèces. En effet, des communautés plus diversifiées et exposées à des températures plus diverses devraient être plus aptes à faire face aux changements climatiques en raison d'une diversité plus grande de niches occupées. Bien que l'étude ne permettait pas de distinguer les effets de l'adaptation locale au niveau des espèces, les auteurs soulignent l'importance de tester cette hypothèse. Pour ce faire, ils suggèrent comme approche de définir avec précision la niche thermique de chaque souche bactérienne constituant les communautés de sarracénies pourpres afin d'en détecter les différences. Mon projet a donc été élaboré suite à ces réflexions. Les détails de celui-ci seront discutés plus précisément dans la section *Objectifs et Hypothèses*, mais des liens avec la littérature seront établis tout au long de ce chapitre.

1.1.1 Théorie métabolique de l'écologie (TME)

La TME (Brown *et al.*, 2004) est une théorie qui permet de déterminer le métabolisme de tous les organismes en se reposant sur deux variables essentielles : la température et (Brown *et al.*, 2004) la taille corporelle.

En ce qui concerne la température, le modèle proposé reconnaît une augmentation exponentielle des activités biologiques dû à une augmentation de la température. Notons par exemple le taux métabolique (Berggren *et al.*, 2010; Fuhrman *et al.*, 2008; López-Urrutia et Morán, 2007; Brown *et al.*, 2004), les réactions chimiques (Gillooly *et al.*, 2006; Knoblach et Jørgensen, 1999; Quinlan, 1981) ou encore le taux de croissance (Savage *et al.*, 2004; Shiah et Ducklow, 1994; Zwietering *et al.*, 1991; Monod, 1949). Ce phénomène est pris en considération dans la TME grâce à la constante de Boltzmann-Arrhenius

$$e^{-E/kT} \quad (1)$$

où E représente l'énergie d'activation, T la température absolue en degrés Kelvin et k la constante de Boltzmann. Cette constante s'applique pour les températures comprises entre 0 et 40°C (Brown *et al.*, 2004; Gillooly *et al.*, 2001), les limites thermiques de l'activité biochimiques (Pawar *et al.*, 2015). Elle permet de caractériser l'effet exponentiel de la température sur le taux des réactions chimiques en définissant la proportion de molécules devant posséder l'énergie cinétique requise pour les effectuer (Brown *et al.*, 2004). En ce qui a trait à la taille corporelle, la TME tient compte des relations allométriques qui sont connues entre le métabolisme et la taille corporelle. Elle tient également compte du fait que le taux métabolique est limité par les surfaces d'assimilations et les réseaux de distribution des organismes. Ainsi, afin d'intégrer cette notion à la TME, l'équation de Kleiber (Kleiber, 1932) est reprise

$$I = I_0 M^{3/4} \quad (2)$$

où I_0 est une constante de normalisation indépendante de la taille corporelle et M représente la masse corporelle. La fraction utilisée représente la loi des quarts, nommée également « quarter-power » et qui est utilisée pour représenter différentes relations allométriques. Par exemple, le taux d'assimilation des ressources en lien avec la masse corporelle a une performance équivalente à $\frac{3}{4}$ (West et Brown, 2005; Brown *et al.*, 2004). D'autres exemples sont également mentionnés dans la littérature, comme l'espérance de vie ($\frac{1}{4}$), le taux de croissance ($\frac{-1}{4}$), le rythme cardiaque ($\frac{-1}{4}$), ou encore la longueur des

artères et la hauteur des arbres ($\frac{1}{4}$), le diamètre des artères et des troncs ($\frac{3}{8}$) et la matière grise dans le cerveau ($\frac{5}{4}$) (West et Brown, 2005).

En réunissant toutes les variables, l'équation suivante est donc obtenue

$$I = i_0 M^{3/4} e^{-E/kt} \quad (3)$$

où i_0 devient une constante indépendante de la taille corporelle et de la température. En combinant ainsi ces deux variables, il devient possible de comparer des organismes de taille et d'environnements différents (Brown *et al.*, 2004). La TME est donc une théorie polyvalente devant s'appliquer à tous les niveaux d'organisation, de la cellule à l'écosystème, ainsi qu'à tous les organismes, des bactéries aux grands mammifères (Brown *et al.*, 2004) et devant ainsi permettre de faire des prédictions à large échelle, ce qui participe à en faire un outil si intéressant.

Plusieurs chercheurs se sont donc attardés à tester ses prédictions. Celles-ci concordaient parfois avec la théorie, comme sur le métabolisme (Gray *et al.*, 2016; Holding *et al.*, 2013; Regaudie-de Gioux et Duarte, 2012), le taux de développement (O'Connor *et al.*, 2007), la taille corporelle (Brown *et al.*, 2007), le flux d'énergie (Allen et Gillooly, 2009), l'espérance de vie (Munch et Salinas, 2009), les chaînes trophiques (Hoekman, 2011) et les interactions intraspécifiques (Kordas *et al.*, 2011). D'autres auteurs ont obtenu des résultats n'appuyant pas la théorie, comme sur le taux métabolique (Irlich *et al.*, 2009; Terblanche *et al.*, 2007; Muller-Landau *et al.*, 2006), les chaînes trophiques (Glazier, 2012), la richesse spécifique (Hawkins *et al.*, 2007) ou encore la relation allométrique chez les mammifères (Duncan *et al.*, 2007). L'une des failles de la TME est que sa simplicité, malgré ses avantages, lui impute certaines limites. Par exemple, le métabolisme des mammifères ne varie pas avec la température de la même façon que celui des ectothermes (Allen *et al.*, 2002). Au niveau de la diversité, les endothermes, ayant une température constante, seraient probablement influencés majoritairement par les ressources du milieu dont le métabolisme dépend de la température (Brown *et al.*, 2004). Une autre limite de la théorie est que l'exactitude de ses prédictions serait plus variable en fonction de la latitude, étant le mieux corroborées au milieu du gradient nord-américain (Algar *et al.*, 2007; Da Silva Cassemiro *et al.*, 2007). De plus, d'autres facteurs, outre la température et la taille corporelle, peuvent également

expliquer une partie de la variance du métabolisme. Cela peut entraîner une variance inexpliquée dans les modèles se reposant sur la TME. Enfin, ses assumptions ont parfois été critiquées (Clarke, 2006; Clarke et Fraser, 2004). Ainsi, il est suggéré dans la littérature que cette théorie soit raffinée et utilisée avec discernement (Price *et al.*, 2012; Dell *et al.*, 2011). Toutefois, la TME reste un outil intéressant et pertinent, notamment pour lier les flux d'énergies entre les différents niveaux d'organisation (Allen et Gillooly, 2009) et pour formuler et modéliser des prédictions sur des processus écologiques et d'évolution (Allen et Gillooly, 2009), comme des réponses écologiques face à des modifications de température (Kordas *et al.*, 2011).

Ainsi, la TME prédit une réponse exponentielle du métabolisme avec la température. Bien que cette réponse ne soit pas celle observée au niveau des individus, on ne sait pas ce qu'il en est au niveau de l'ensemble de la communauté. En effet, il est possible que l'ensemble des réponses individuelles s'insèrent sous une courbe exponentielle, ce qui représenterait la réponse globale de la communauté. La réponse individuelle représenterait ainsi la niche climatique de chaque individu composant la communauté, dont l'optimum serait limité par l'enveloppe exponentielle prédite par la TME.

1.1.2 Niche écologique

La niche écologique, telle que décrite par Hutchinson (Hutchinson, 1957), est un environnement biotique et abiotique dans lequel peut persister de façon stable une espèce. Cet environnement se divise en deux parties. La première se compose de la niche fondamentale, qui est un espace multidimensionnel qui inclut tous les éléments essentiels à la survie, à la reproduction et aux divers besoins de l'espèce. La seconde est constituée de la niche réalisée, qui correspond à l'espace réellement occupé par les individus. Cet espace est généralement plus petit que la niche fondamentale et est restreint par la présence de compétiteurs intra et interspécifiques qui limitent l'espace occupé par une espèce (Pulliam, 2000; Hutchinson, 1957). Cependant, la niche réalisée peut parfois être plus grande que la niche fondamentale lorsque les espèces habitent un environnement inadapté, les habitats puits, où la mortalité surpasse la natalité (Rockwood, 2015; Pulliam, 2000, 1988). Ce type de relation est décrite comme étant une dynamique de source-puit, où la natalité surpasse la mortalité dans l'habitat source, mais où l'inverse se produit dans l'habitat puit (Pulliam, 1988). Ainsi, les populations des habitats puits ne survivent que grâce à une constante

immigration des habitats sources sans laquelle elles se verraient décroître (Pulliam, 1988). Enfin, un dernier concept de la niche est celui des limitations à la dispersion. Il s'agit d'une situation où une espèce est incapable d'atteindre son habitat source en raison de barrières environnementales et qui la contraint à un habitat sous-optimal (Pulliam, 2000). Ces quatre concepts sont illustrés dans la Figure 1, reprise de Pulliam (Pulliam, 2000).

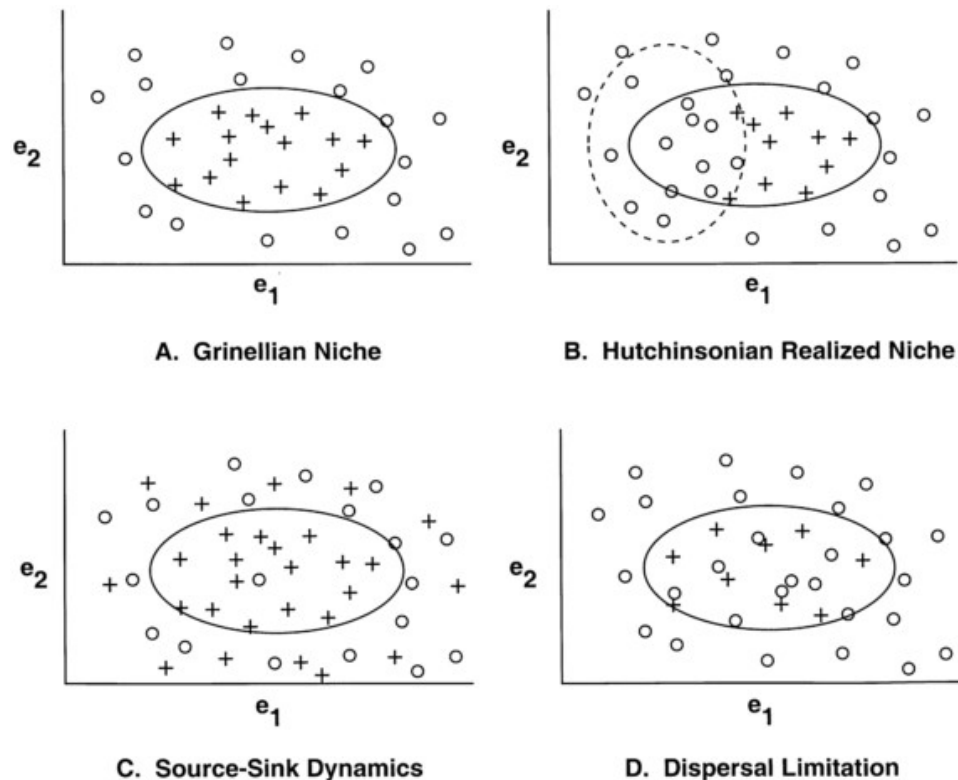


Figure 1 – Quatre relations entre la niche et la dispersion des espèces.

A. Représentation de la niche fondamentale. L'espèce est présente partout où l'environnement le lui permet. B. Représentation de la niche réalisée. L'espèce est en partie exclue de sa niche fondamentale en raison de la compétition interspécifique. C. Représentation de l'habitat puit. L'espèce est présente dans un environnement qui lui est défavorable grâce à une constante immigration provenant de l'habitat source. D. Représentation des limitations à la dispersion. L'espèce n'est pas présente à des endroits qui lui sont pourtant favorables en raison d'une impossibilité d'atteindre et de coloniser ces endroits. (Tiré de Pulliam, 2000)

D'après l'hypothèse de Gause (1934) mentionnée dans Gilbert *et al.* (1952), deux espèces ayant exactement la même niche écologique ne seront pas en mesure de cohabiter dans un même habitat en raison de la compétition entre ces deux espèces. Comme le mentionnent également Gilbert *et al.* (1952), les mécanismes limitant la compétition entre deux espèces vont avoir tendance à persister, tel qu'il est prédit par le modèle de Lotka-Volterra. Ces

mécanismes auraient de nombreux avantages, comme la stabilisation de la dynamique entre les compétiteurs (Levine et HilleRisLambers, 2009; Leibold et McPeck, 2006), la facilitation de la coexistence (Levine et HilleRisLambers, 2009) et l'augmentation de la diversité spécifique (Levine et HilleRisLambers, 2009; Mason *et al.*, 2008) et fonctionnelle (Mason *et al.*, 2008). Il a effectivement été observé qu'en l'absence d'une différenciation de niche, il y avait une nette dominance dans le temps des espèces étant les plus abondantes au détriment des autres (Levine et HilleRisLambers, 2009). Une réduction de la compétition interspécifique via la différenciation de niches permettrait donc de favoriser la coexistence tout en stabilisant le système (Leibold et McPeck, 2006).

La température est une variable de la niche écologique affectant les organismes de manière notable (Cossins, 2012; Angilletta, 2009; Chown et Terblanche, 2006; Stevens, 1989). On peut constater l'ampleur de son importance par l'observation du gradient de biodiversité de l'équateur vers les pôles (Jablonski *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2002) ainsi que dans la distribution des organismes (Calosi *et al.*, 2008). Elle affecte également le métabolisme et ce, à tous les niveaux d'organisation (Brown *et al.*, 2004), ce qui a un impact direct important sur les écosystèmes (Pawar *et al.*, 2015). Elle serait le facteur le plus important contribuant à l'augmentation de la diversité spécifique et fonctionnelle, cette dernière favorisant particulièrement la spécialisation de niches et entraînant une diminution de leur superposition, et donc de la compétition interspécifique (Mason *et al.*, 2008). Il est important de mentionner que la diversité fonctionnelle aurait un impact plus considérable que la diversité spécifique sur la capacité des écosystèmes à remplir leurs fonctions (Hooper *et al.*, 2005; Diaz et Cabido, 2001). La complémentarité de niches, donc d'espèces qui occupent des niches dissimilaires et dont le rôle fonctionnel est différent (Loreau, 2000), est également un phénomène qui permettrait une augmentation de la diversité en favorisant l'occupation d'un plus grand nombre de niches (Mason *et al.*, 2008).

La proportion de spécialistes et de généralistes dans la communauté peut avoir un impact sur le nombre de niches occupées. Une augmentation de spécialistes par rapport aux généralistes dans un système permettrait d'augmenter le nombre niches occupées pour un même espace (Mason *et al.*, 2008). D'autre part, l'immigration d'espèces spécialisées peut permettre d'augmenter le nombre de niches occupées dans la population et d'augmenter la richesse spécifique (Mason *et al.*, 2008).

Afin d'expliquer la plus grande diversité spécifique des milieux tropicaux par rapport aux zones tempérées, l'hypothèse de Janzen (1967) a été émise énonçant que les espèces tropicales étant soumises à des conditions climatiques plus stables avaient une niche plus restreinte que les espèces devant faire face à une plus grande étendue de conditions climatiques (Janzen, 1967). Cette restriction favoriserait le remplacement des espèces le long d'un gradient de températures (Janzen, 1967). Cette hypothèse suppose donc qu'un climat plus stable permet de réduire la superposition des niches, permettant la présence d'un plus grand nombre d'espèces dans un même espace. Cette hypothèse a été testée par les auteurs Kozak et Wiens (2010). Leurs résultats appuyaient cette hypothèse, révélant que les espèces tropicales occupaient une niche climatique limitée ce qui favorisait leur remplacement le long d'un gradient d'élévation.

La niche d'intérêt du projet est la niche climatique fondamentale, c'est-à-dire l'ensemble des températures où la croissance est possible si on ne considère pas d'autres facteurs. L'hypothèse de Janzen (1967) permet de supposer que des communautés prélevées sur un gradient latitudinal, donc exposées à différentes variations de température, contiendront des espèces ayant des niches différentes. Selon cette hypothèse, on pourrait s'attendre à ce que les communautés provenant de latitudes élevées, donc exposées à de grandes variations de température, contiennent moins d'espèces et que ces espèces aient des niches larges et superposées. Au contraire, les communautés provenant de latitudes faibles, donc soumises à des températures relativement stables, contiendraient plus d'espèces ayant des niches étroites et distinctes. Si on considère que la relation exponentielle prédite par la TME est l'enveloppe des niches individuelles des espèces au sein des communautés, on peut s'attendre à ce que ces niches ne soient pas réparties uniformément sous cette enveloppe. On peut supposer qu'il y auraient une plus grande accumulation de niches compactes à des températures élevées et une densité plus faibles de larges niches à faible température. Une connaissance adéquate des niches est donc essentielle pour comprendre les limites environnementales auxquelles peuvent être confrontés les organismes (Holt, 2009) et la dynamique des écosystèmes qui vont se réorganiser en raison des changements globaux (Pulliam, 2000).

1.1.3 Gradient latitudinal

Il y a une augmentation marquée de l'intérêt porté aux études s'intéressant à des enjeux macroécologiques, tout particulièrement en raison des changements mondiaux du climat qui s'opèrent (Gaston *et al.*, 2009). Deux gradients sont fréquemment étudiés, soit ceux en latitude et ceux en altitude. À latitude et en altitude élevée, les températures sont plus variables (Addo-Bediako *et al.*, 2000) et généralement plus froides (Ashton, 2002) qu'à latitude et en altitude plus faible. Les organismes habitant le long de ces gradients doivent donc être adaptés aux températures qu'ils rencontrent. Quelques études ont observé qu'effectivement, il y avait une corrélation positive entre la tolérance à la température exposée et la température ambiante rencontrée dans l'environnement des organismes (Araújo *et al.*, 2013; Hoffmann *et al.*, 2013; Compton *et al.*, 2007; Addo-Bediako *et al.*, 2000). De plus, des ectothermes possédant des aires de distributions vastes bénéficieraient d'une tolérance plus élevée aux températures froides (Overgaard *et al.*, 2011).

L'étendue de la tolérance thermique serait également reliée à la provenance des organismes. Plusieurs études ont remarqué que cette étendue augmentait avec l'augmentation de la latitude (Sunday *et al.*, 2011; Cruz *et al.*, 2005; van Berkum, 1988). On trouve ainsi que les espèces tempérées ont une tolérance plus étendue alors que celle des espèces tropicales est plus étroite (Stillman et Somero, 2000). Le phénomène serait même un peu plus prononcé pour les espèces de l'hémisphère nord, en comparaison avec l'hémisphère sud, probablement en raison d'un climat plus variable (Sunday *et al.*, 2011). Il a également été observé, chez des arthropodes tropicaux situés sur un gradient altitudinal, que les individus en altitude supportaient un éventail plus étendu de températures (Overgaard *et al.*, 2011). D'autres auteurs soutiennent que l'étendue de la tolérance thermique pourrait représenter le spectre de températures auquel sont confrontées les espèces (Sunday *et al.*, 2011; Stevens, 1989). En ce sens, van Berkum (1988) a remarqué que l'étendue de la tolérance de lézards était étroitement reliée à la température corporelle à laquelle leur corps avait été exposée. De manière plus générale, les espèces habitant des climats plus variables ou possédant une aire de distribution plus étendue sont pourvues d'un plus large spectre de tolérance (Magozzi et Calosi, 2015; Overgaard *et al.*, 2011). Ces observations appuient la règle de Rapoport qui stipule que les organismes se situant à des latitudes plus élevées ont de plus larges distributions en raison de leur tolérance face à un plus grand spectre de températures (Overgaard *et al.*, 2011).

L'éventail de températures que les organismes sont en mesure de supporter est dicté par les limites létales minimales (Lower Lethal Temperature - LLT) et maximales (Upper Lethal Temperature - ULT) de cette étendue. Une majorité d'études ont conclu que la LLT variait beaucoup plus le long des gradients de température (altitudinal et latitudinal) que la valeur de la ULT (Araújo *et al.*, 2013; Overgaard *et al.*, 2011; Sunday *et al.*, 2011; Compton *et al.*, 2007; Addo-Bediako *et al.*, 2000). De plus, la valeur de la LLT serait corrélée positivement avec une augmentation de la latitude (Cruz *et al.*, 2005; Addo-Bediako *et al.*, 2000), mais pas la ULT (Hoffmann *et al.*, 2013; Compton *et al.*, 2007; van Berkum, 1988). Elle serait également plus basse chez les espèces dont l'aire de répartition est plus vaste (Overgaard *et al.*, 2011). La valeur de la ULT, quant à elle, serait plutôt corrélée avec la température maximale rencontrée dans l'habitat (Stillman et Somero, 2000). Quelques auteurs ont d'ailleurs constaté que les ectothermes vivaient dans des environnements climatiques près de leur ULT (Hoffmann *et al.*, 2013; Jones *et al.*, 2009; Mercader et Scriber, 2008; Stillman, 2002). Par exemple, la ULT de crabes et de bivalves tropicaux est plus élevée que celle de leurs analogues de climats tempérés (Compton *et al.*, 2007). Cependant, les différences de ULT entre les espèces sont moindres comparativement avec la LLT (Hoffmann *et al.*, 2002). Il a été proposé que les similarités entre les ULT soient dues à des comportements de thermorégulation (Sunday *et al.*, 2011).

La LLT et la ULT sont des limites modulables. De façon général, chez les ectothermes, la LLT serait largement plus modulable que ULT (Araújo *et al.*, 2013; Alford *et al.*, 2012; Overgaard *et al.*, 2011; Hoffmann *et al.*, 1997). Quant à la ULT, elle serait plus difficile à augmenter, particulièrement chez les espèces d'environnements chauds (Stillman et Somero, 2000). Des contraintes physiologiques différentes à haute et basse température pourraient expliquer la différence de plasticité entre les deux limites chez les animaux (voir Araújo *et al.*, 2013). D'autres recherches mentionnent le coût important relié à la plasticité du métabolisme particulièrement pour les températures élevées, (Rastrick et Whiteley, 2011; Ghalambor *et al.*, 2006; Hulbert et Else, 2000; Stillman et Somero, 2000). Ainsi, en absence de sélection environnementale, cette plasticité tendrait à se perdre. Des contraintes phylogénétiques, c'est-à-dire des composantes phylogénétiques ancestrales empêchant l'évolution d'autres caractéristiques (McKittrick, 1993), pourraient également expliquer, en partie, le manque de plasticité de la ULT (Hoffmann *et al.*, 2013).

La détermination de la niche climatique pourrait également s'effectuer plutôt en fonction de la niche ancestrale (Cruz *et al.*, 2005). Par exemple, la tolérance thermique de lézard situés à divers endroits du monde était mieux expliquée par leur histoire évolutive que par leur écologie, leur dispersion ou encore leur adaptation locale (Grigg et Buckley, 2013). Une étude effectuée sur la tolérance de drosophiles à la chaleur n'a cependant trouvé qu'une faible variation génétique héritable face à ce trait (Mitchell et Hoffmann, 2010). La plasticité phénotypique pourrait ainsi tenir un rôle plus important que les changements évolutifs pour faire face aux fluctuations de température de l'ordre des changements climatiques (Overgaard *et al.*, 2011). Il est projeté que la magnitude des changements climatiques sera plus importante avec l'augmentation de la latitude (Root *et al.*, 2003). Bien que les espèces possédant de plus grandes niches climatiques serait plus à même de tolérer des variations de températures extrêmes (Magozzi et Calosi, 2015; Sgro *et al.*, 2010), une exposition prolongée à des températures plus extrêmes risque de leur être néfaste (Magozzi et Calosi, 2015), particulièrement pour les organismes ectothermes (Deutsch *et al.*, 2008; van Berkum, 1988; Janzen, 1967).

Au niveau des communautés, on peut donc s'attendre à ce qu'il y ait une adaptation locale des espèces les composant. Ainsi, il ne serait pas surprenant que des communautés provenant du nord aient des performances optimales à des températures moindres que celles provenant du sud. En concordance avec ce qui a été mentionné précédemment, la plus grande malléabilité de la LLT par rapport à la ULT suppose un plus grand chevauchement des niches climatiques chez les espèces provenant de latitude élevées, plus susceptible d'avoir une LLT faible.

1.1.4 Sarracénie pourpre (*Sarracenia purpurea*)

Afin de pouvoir étudier des communautés sur un gradient latitudinal, la sarracénie pourpre a été sélectionnée comme modèle d'étude. Il s'agit d'une plante vivace carnivore évoluant dans les milieux pauvres et humides à travers toute l'Amérique du Nord (Gray *et al.*, 2012; Krieger et Kourtev, 2012). Elle dispose d'une dizaine de feuilles coniques (Krieger et Kourtev, 2012; Buckley *et al.*, 2003) qui, lors de leur formation, sont fermées et stériles (Peterson *et al.*, 2008). Leur forme particulière permet la récolte de l'eau de pluie où se forme un écosystème unique (Gray *et al.*, 2012), un phytotelme. Celui-ci est essentiel pour la plante, qui tire une partie de ses ressources d'insectes qu'elle capture passivement et

qui se noient dans son piège (Gray *et al.*, 2012). La sarracénie étant dépourvue d'enzymes digestives (Gray *et al.*, 2012), elle se repose sur des larves d'insectes, des acariens et des bactéries pour dégrader ses proies (Gray *et al.*, 2012; Krieger et Kourtev, 2012; Buckley *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2002) et en retirer des nutriments essentiels dont l'azote et le phosphore (Peterson *et al.*, 2008). En outre, les bactéries peuvent contribuer davantage à la nutrition de la plante que les insectes par l'assimilation de nutriments inorganiques comme l'azote atmosphérique (Ellison *et al.*, 2003; Prankevicus et Cameron, 1991). Les bactéries se retrouvent à la base de la chaîne trophique et sont consommées par des rotifères et des protozoaires (Gray *et al.*, 2012; Krieger et Kourtev, 2012; Hoekman, 2011; Buckley *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2002) dont se nourrit le prédateur dominant, la larve *Wyeomyia smithii* (Gray *et al.*, 2012; Krieger et Kourtev, 2012; Hoekman, 2011; Buckley *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2002).

La sarracénie pourpre est un modèle de choix pour étudier les écosystèmes et l'écologie des communautés (Gray *et al.*, 2006; Buckley *et al.*, 2004). Sa répartition étendue en Amérique du Nord est idéale pour l'élaboration d'étude macroécologiques. Puisqu'il s'agit d'un système naturel, il permet de vérifier la justesse de phénomènes observés artificiellement (Srivastava *et al.*, 2004). C'est un modèle pratique en raison de sa taille et de sa maniableté (Hoekman, 2007; Srivastava *et al.*, 2004). De plus, son échantillonnage est simple (Baiser *et al.*, 2012), ce qui facilite la réplication des données afin d'augmenter la puissance statistique (Srivastava *et al.*, 2004).

Dans le cadre du présent projet, la communauté d'intérêt du phytotelm des sarracénies pourpres est celle des bactéries. Il s'agit d'un système de petite taille, facilement transposable en laboratoire et dont il est possible de contrôler l'environnement (Prosser *et al.*, 2007). De plus, le temps de génération court chez les bactéries facilite les études se déroulant sur plusieurs générations (Srivastava *et al.*, 2004), ce qui est idéal pour étudier le taux de croissance des populations, par exemple.

1.1.5 Communautés bactériennes chez *Sarracenia purpurea*

Les connaissances concernant les communautés bactériennes contenues dans les feuilles des sarracénies pourpres sont restreintes, notamment en raison du manque d'études sur le sujet (Adlassnig *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2008; Whitman *et al.*, 2005). Celles effectuées

le sont régulièrement sur la base des morphotypes (Peterson *et al.*, 2008). L'acquis de connaissances de cette façon peut être limité puisqu'il est souvent rapporté que moins de 1% des communautés naturelles sont capables de croître en laboratoire (Barton et Northup, 2011; Dykhuizen, 1998), bien que le développement de nouvelles techniques et la diversification des environnements de croissance puissent permettre d'en cultiver une proportion bien plus grande (Pham et Kim, 2012; Puspita *et al.*, 2012; Stewart, 2012; Greene, 2002).

Malgré tout, des connaissances commencent à s'accumuler. Comme énoncé précédemment, les feuilles des sarracénies sont stériles jusqu'à leur ouverture (Peterson *et al.*, 2008). Plusieurs auteurs ont émis des hypothèses sur la façon dont les bactéries les colonisent par la suite. La contamination des feuilles pourrait se produire par des particules aériennes ou lors de précipitations (Langenheder et Székely, 2011; Peterson *et al.*, 2008; Hoekman, 2007; Whitman *et al.*, 2005), à l'aide des proies (Siragusa *et al.*, 2007; Bradshaw et Creelman, 1984; Plummer et Jackson, 1963) ou encore par les arthropodes y habitant (Heard, 1994; Revill *et al.*, 1967). Le taux de capture des sarracénies est très faible (Newell et Nastase, 1998), il est donc probable qu'il y ait de la contamination croisée entre les feuilles (Whitman *et al.*, 2005). Leur colonisation par les bactéries est un processus long qui peut prendre plusieurs jours à plusieurs semaines (Kneitel et Miller, 2003). Les communautés formées y demeurent entre une et deux années (Kneitel et Miller, 2003). On y retrouve beaucoup de bactéries généralistes (Peterson *et al.*, 2008). Des bactéries aérobies y sont également retrouvées puisque l'eau y est riche en O_2 (Adlassnig *et al.*, 2010). Elle est aussi acide (Juniper *et al.*, 1989).

On retrouve beaucoup de variation entre les feuilles de sarracénies en ce qui a trait à la composition de leurs communautés bactériennes (Harvey et Miller, 1996). Les principales différences sont au niveau des proportions entre les différents groupes et espèces bactériennes qui y sont retrouvés (Koopman *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2008). Ce phénomène pourrait être dû à un assemblage de façon neutre de ces communautés bactériennes (Peterson *et al.*, 2008). Cependant, d'autres mécanismes pourraient aussi être à l'œuvre puisque les proportions de bactéries dans les feuilles de sarracénies et l'environnement peuvent différer (Peterson *et al.*, 2008), ce qui ne serait pas le cas s'il y avait assemblage de communautés selon un modèle neutre. L'assemblage de ces communautés pourrait également être non aléatoire (Koopman *et al.*, 2010). Effectivement, il a été observé que la compo-

sition des communautés était plus semblable entre deux feuilles au même moment que lorsque la même feuille était comparée à deux moments différents (Koopman *et al.*, 2010). De plus, les communautés contenues dans les feuilles observées étaient différentes et plus abondantes que celles du sol (Koopman *et al.*, 2010). Les communautés des sarracénies avaient également des sommets d’abondance bactérienne aux mêmes moments (Koopman *et al.*, 2010). Toutefois, des données amassées à travers plusieurs marais semblaient indiquer que les feuilles provenant d’un même endroit ont une composition bactérienne plus similaire que celles ayant des origines différentes en raison de la contamination croisée par le vent, l’eau ou les insectes (Peterson *et al.*, 2008). Certaines recherches soutiennent que la formation des communautés n’est pas qu’aléatoire et qu’une certaine sélection par les fluides est faite chez la sarracénie (voir Adlassnig *et al.*, 2010). De manière plus générale, d’autres facteurs peuvent également influencer la composition en richesse et en diversité des communautés bactériennes comme le pH (Barton et Northup, 2011; Adlassnig *et al.*, 2010), la taille de la feuille (Adlassnig *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2008), la présence ou non de *W. smithii* (Adlassnig *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2008), la composition en carbone organique (Kritzberg *et al.*, 2010; Judd *et al.*, 2006), la zone climatique et l’environnement où se situe la plante (Gray *et al.*, 2012; Adlassnig *et al.*, 2010) et la composition chimique de ses fluides (Adlassnig *et al.*, 2010).

1.1.6 Connaissances sur le métabolisme bactérien

La TME est une théorie qui se concentre sur le métabolisme. Chez les bactéries, il est possible d’extrapoler cette information à partir de leur taux de croissance (voir Luhning et DeLong, 2017). Pour ce faire, il faut cependant bien comprendre les mécanismes derrière celui-ci.

Le cycle de croissance des bactéries est bien connu et se découpe en quatre phases, soit la phase de latence, où la cellule synthétise de nouveaux composants cellulaires adaptés à son milieu, la phase exponentielle, où la cellule se reproduit à sa vitesse maximale, la phase stationnaire, généralement atteinte lorsque les nutriments deviennent limités, marque un ralentissement puis un arrêt de la reproduction, et enfin, la phase de mortalité, qui peut être due à la combinaison de l’accumulation de déchets toxiques et de l’épuisement total des nutriments, est caractérisée par une diminution du nombre de cellules viables dû à une grande mortalité (Figure 2).

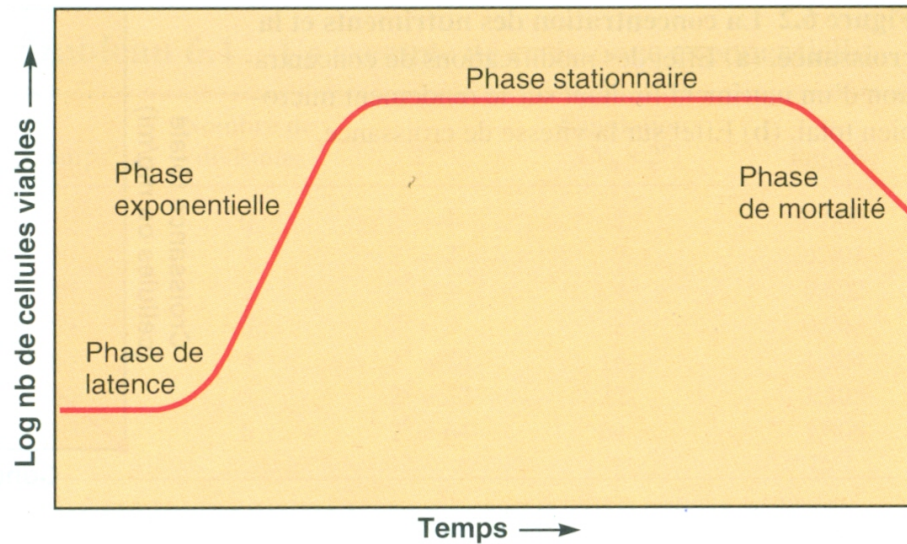


Figure 2 – Les quatre phases de la courbe de croissance microbienne en milieu fermé. De gauche à droite : Les phases de latence, exponentielle, stationnaire et de mortalité. (Tiré de Prescott *et al.*, 2003)

La phase d'intérêt est principalement celle exponentielle parce qu'elle permet de calculer de manière fiable et reproductible le taux de croissance spécifique d'une bactérie dans un environnement particulier puisque la croissance lors de cette phase est constante jusqu'à l'atteinte de la phase stationnaire (Ingraham *et al.*, 1983). Le taux de croissance spécifique peut être calculé à l'aide des formules :

$$k = (\ln(N_1) - \ln(N_0)) / t_1 - t_0 \quad (4)$$

ou

$$k = (\log_{10}(N_1) - \log_{10}(N_0)) * 2,303 / t_1 - t_0 \quad (5)$$

où k est le taux de croissance spécifique, N le nombre de bactéries par unité de volume et t une unité de temps. La vitesse à laquelle croissent les bactéries est intimement liée à la vitesse des réactions chimiques dans ces cellules, qui sont particulièrement influencées

par la température ambiante (Nedwell et Rutter, 1994; Ingraham *et al.*, 1983; Atlas *et al.*, 1981). Ainsi, les effets de la température sur les réactions chimiques, chez les bactéries, devraient se répercuter sur leur croissance (Sand-Jensen *et al.*, 2007; Margesin, 2009; Ingraham *et al.*, 1983). Cette relation étroite entre la température, la vitesse de la croissance et de celle des réactions chimiques a été expliquée par le chercheur Arrhenius (Ingraham *et al.*, 1983; Ingraham, 1958). D'après sa découverte, il devrait donc y avoir une relation linéaire entre la vélocité des réactions chimiques (ou la croissance des bactéries) et la réciproque de la température absolue à laquelle elles se produisent (Ingraham *et al.*, 1983). Cependant, ce n'est pas ce qui est observé. La figure d'Arrhenius (Figure 3), tiré de Ingraham *et al.* (1983), schématise la relation réelle entre les deux variables. Sur celle-ci, on peut observer la présence de trois températures clés, nommées les points cardinaux, soit l'optimum, le maximum et le minimum (Ingraham *et al.*, 1983). Ces trois points cardinaux sont situés dans trois zones thermiques précises, soit la zone froide (« low »), normale (« normal ») et chaude (« high »).

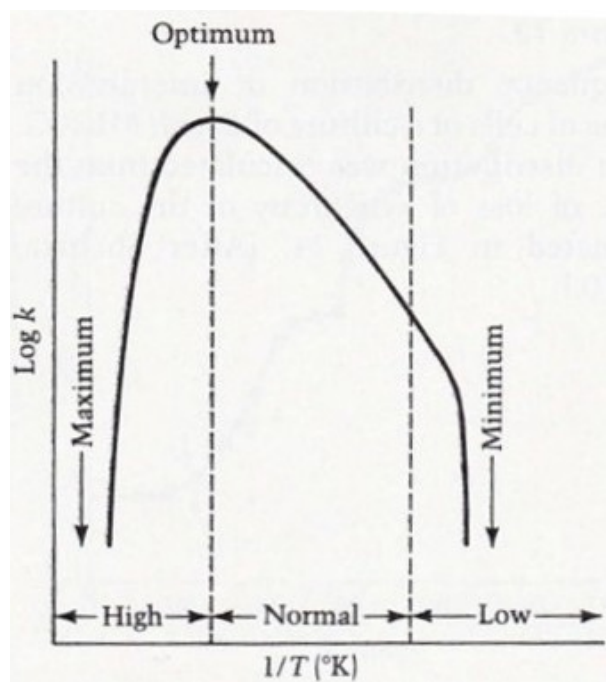


Figure 3 – Figure d'Arrhenius représentant la relation entre la croissance logarithmique et la réciproque de la température absolue.

On y observe les trois points cardinaux (optimum, maximum et minimum de croissance) ainsi que les trois zones de croissances, soit froide (« low »), normale (« normal ») et chaude (« high »). (Tiré de Ingraham *et al.*, 1983)

La croissance logarithmique suit la relation d'Arrhenius dans la zone normale, mais la relation disparaît dans les zones froide et chaude. Cela est probablement dû, à température élevée, à la dénaturation des protéines menant à la perte de fonction de celles-ci et, à température faible, à l'affaiblissement des liens hydrophobes des membranes cellulaires (Ingraham *et al.*, 1983) ce qui affecte leur fluidité (Nedwell, 1999; Pomeroy *et al.*, 1991). De plus, les coûts de maintenance à température élevée deviennent si importants par rapport aux coûts de production que la croissance bactérienne peut s'en trouver ralentie (Sand-Jensen *et al.*, 2007). La croissance à l'extérieur des limites établies par les maximum et minimum est impossible (Ingraham *et al.*, 1983). La figure d'Arrhenius est représentative de la croissance de toutes les bactéries, bien que la valeur des points cardinaux varie pour chacune (Ingraham *et al.*, 1983; Atlas *et al.*, 1981). Bien que les maximum et minimum de croissance n'ai aucun lien entre eux (Ingraham, 1958), il y a généralement environ 40°C ou moins d'écart entre les deux températures, très rarement plus (Ingraham *et al.*, 1983). De plus, l'optimum est régulièrement très près du maximum de croissance (Ingraham *et al.*, 1983; Ingraham, 1958). L'optimum peut d'ailleurs être nommé la température critique puisque les mécanismes de croissance commencent habituellement à faillir au-delà de cette température (Margesin, 2009).

Les points cardinaux étant typiques pour chaque bactérie, ces dernières ont été regroupées en différents groupes selon la valeur de ces points cardinaux (Ingraham, 1958). Aux températures froides, on retrouve les psychrotrophes et les psychrophiles, qui peuvent croître à 0°C et ayant des optimums respectifs sous 15°C et supérieurs à 15°C (Nedwell et Rutter, 1994). Toutefois, très peu de bactéries ont un optimum sous 20°C (Ingraham *et al.*, 1983). Aux températures élevées, on retrouve les thermophiles, dont le minimum est supérieur à 45°C avec un optimum entre 55°C et 65°C, et les hyperthermophiles, dont l'optimum se situe entre 80°C et 113°C et qui se développent mal sous 55°C Prescott *et al.* (2003). Enfin, entre ces deux extrêmes, on retrouve les mésophiles qui peuvent croître à partir de 15°C jusqu'à 45°C et qui ont un optimum entre 20°C et 40°C (Prescott *et al.*, 2003). Ces différents groupes de bactéries sont représentés dans la Figure 4.

La composition du milieu est un aspect important affectant la croissance des bactéries (Chablain *et al.*, 1997; Ingraham *et al.*, 1983), sans toutefois modifier la valeur des points cardinaux (Ingraham *et al.*, 1983). À basse température, les bactéries ont besoin d'une plus grande concentration de substrat pour être en mesure de croître en raison d'une diminution

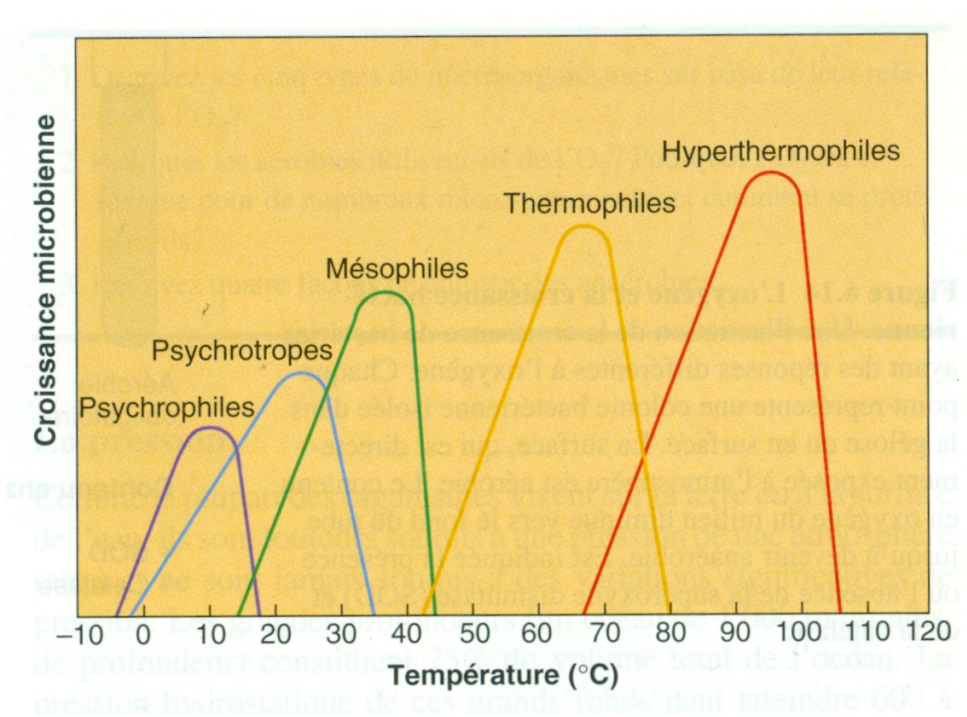


Figure 4 – Regroupement des bactéries en classes selon leurs points cardinaux représentatifs.

De gauche à droite : les psychrophiles, les psychrotropes, les mésophiles, les thermophiles et les hyperthermophiles. (Tiré de Prescott *et al.*, 2003)

de l'affinité avec celui-ci (Nedwell et Rutter, 1994; Morita et Buck, 1974). Cependant, c'est à température élevée que les bactéries consommeront le plus de nutriments puisqu'ils les utilisent alors généralement de façon non économique (Foster et Rahn, 1936).

Comme pour la LLT et la ULT, il est possible d'acclimater des bactéries à des températures au-dessus ou en-dessous de leur optimum. Il a été observé que les bactéries acclimatées à des températures plus basses que leur optimum, comparativement à celles acclimatées à des températures plus élevées que celui-ci, étaient plus compétitives en termes de croissance à la fois aux températures basses et aux températures élevées (Leroi *et al.*, 1994). Il est donc possible que les bactéries acclimatées à la chaleur aient vu réduire leur condition générale en raison de la formation de protéines de stress en réponse à la température (Leroi *et al.*, 1994). Cela est en accord avec les différentes études discutées précédemment qui mentionnaient la difficulté d'augmenter la ULT et les coûts métaboliques élevés y étant associés. Les bactéries acclimatées toléraient toutefois mieux les chocs aux températures chaudes extrêmes que les bactéries acclimatées aux basses températures.

Une autre caractéristique métabolique fréquemment utilisée est le Q_{10} . Cette valeur représente le changement causé par une augmentation de 10°C sur les activités enzymatiques (Atlas *et al.*, 1981) ou le taux de croissance chez les bactéries (White *et al.*, 1991). La valeur du Q_{10} diminuerait avec une augmentation de la température, donc les activités métaboliques accéléreraient plus rapidement lorsque l'augmentation de température survient à de faibles températures (5°C-15°C) comparativement à lorsqu'elle survient à des températures plus élevées (25°C-35°C) (Sand-Jensen *et al.*, 2007).

1.1.7 Niche écologique bactérienne

Les bactéries sont des êtres capables de modifier leur environnement de manière notable. Par exemple, chez les sarracénies pourpres, l'activité des premières bactéries modifie le pH du fluide, ce qui initie la succession écologique à l'intérieur de la feuille (Fish et Hall, 1978; Plummer et Jackson, 1963). Ainsi, la colonisation d'un habitat par des bactéries le modifie et peut contribuer à le rendre inhabitable pour certaines espèces (Barton et Northup, 2011; Atlas *et al.*, 1981) ou à créer de nouvelles niches accessibles pour les bactéries spécialistes (Barton et Northup, 2011). Comme mentionné précédemment, les spécialistes permettent l'occupation d'un plus grand nombre de niches pour un même espace (Mason *et al.*, 2008).

Ainsi, les déchets métaboliques d'une bactérie peuvent favoriser l'apparition d'une nouvelle niche s'ils sont utilisés comme nutriments par une autre (Barton et Northup, 2011). Les interactions, comme le mutualisme, s'effectuant entre les bactéries peuvent également permettre l'exploitation de nouvelles niches (Atlas *et al.*, 1981). Enfin, le transfert horizontal de gènes peut être observé chez des souches bactériennes apparentées (Barton et Northup, 2011). Celui-ci peut permettre à une bactérie d'obtenir des capacités dont elle ne disposait pas auparavant et donc, d'occuper de nouvelles niches (Barton et Northup, 2011).

Un autre mécanisme d'importance quant à l'utilisation des niches est la compétition. Tel que prédit par le modèle de Lotka-Volterra, deux populations bactériennes ne peuvent pas partager exactement la même niche écologique, ce qui découlerait en la disparition de l'une des deux populations (Barton et Northup, 2011). Cependant, il peut y avoir une cohabitation si l'un des paramètres de la niche, comme la température, diffère chez les deux populations (Atlas *et al.*, 1981). Il y aura ainsi possibilité de cohabitation puisque chaque population aura un avantage de croissance sur l'autre de manière cyclique (Atlas *et al.*, 1981). Il serait donc logique, dans des communautés bactériennes comme celles retrouvées chez la sarracénie pourpre, que les différentes espèces aient des niches légèrement différentes pour faciliter la cohabitation, bien qu'elles soient toutes adaptées à la même température ambiante. Grâce à la compétition, la structure des communautés peut évoluer dans le temps (Jousset *et al.*, 2016). Jousset *et al.* (2016) ont observé que lorsque la biodiversité augmentait dans une communauté, certains phénotypes se distinguaient du phénotype ancestral afin de devenir plus généralistes pour pouvoir exploiter des ressources utilisées de manière négligeable par celui-ci. La capacité d'exploiter une étendue plus large de ressources se faisait cependant au détriment de la croissance, qui s'en trouvait ralentie. Par contre, cela favorisait une utilisation de ressources plus complexes et augmentait le nombre de niches exploitées. Par exemple, Holt (2009) met de l'avant deux études (Colwell et Fuentes, 1975; Castenholz, 1973) dans lesquelles différentes souches d'une même bactérie (*Synechococcus lividus*) ont développé des tolérances à des températures maximales différentes en raison de leur disposition particulière sur un gradient de température le long d'une source thermale. Il serait donc possible qu'une même espèce bactérienne présente à différents endroits le long d'un gradient n'ait pas exactement la même niche climatique. La compétition stimulée par la biodiversité favoriserait l'apparition de nouveaux phénotypes. Cette situation serait plutôt positive puisque des communautés plus diversifiées sont plus

stables et plus productives (Adlassnig *et al.*, 2010; Atlas *et al.*, 1981). Il faut toutefois préciser que cette diversité est finie puisque le nombre de niches disponibles dans une communauté est limité (Atlas *et al.*, 1981).

1.1.8 Distribution latitudinale des bactéries

La sarracénie pourpre ayant une aire de répartition s'étendant sur l'ensemble de l'Amérique du Nord (Gray *et al.*, 2012; Krieger et Kourtev, 2012), c'est un modèle de choix pour étudier l'effet du gradient latitudinal, et donc de la température, sur les communautés bactériennes habitant ses feuilles. Au niveau de la diversité, Buckley *et al.* (2003) ont trouvé en étudiant les morphotypes bactériens que les feuilles situées plus au nord contenaient une plus grande diversité bactérienne que celles situées au sud. Ainsi, d'autres mécanismes que ceux abordés dans l'hypothèse de Janzen sont probablement impliqués dans la formation de ce gradient. Une explication mise de l'avant est que le prédateur clé de l'écosystème, *W. smithii*, est plus abondant au nord et qu'il exerce une pression de prédation suffisante sur les protozoaires et les rotifères pour que celle qu'ils exercent sur les populations de bactéries soit diminuée, leur permettant de mieux proliférer (Buckley *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2002). Wiens et Graham (2005) proposent un autre mécanisme qui pourrait permettre d'expliquer ce phénomène, soit celui de la conservation de niche. Il s'agit de la tendance des espèces à conserver dans le temps des aspects de leur niche fondamentale (Wiens et Graham, 2005). Si ce phénomène tient un rôle dans la diversité retrouvée chez les bactéries, cela signifierait que des espèces bactériennes ayant leur foyer d'origine au nord auraient de la difficulté à étendre leur aire de répartition vers le sud et à développer des adaptations aux températures plus chaudes. Puisque les espèces cherchent à conserver leur niche climatique stable, la dispersion vers le sud serait plus difficile et la diversité retrouvée dans les feuilles y seraient moindre. Toutefois, les résultats de la recherche de Buckley *et al.* (2003) doivent être interprétés avec prudence puisque l'utilisation des morphotypes pour qualifier la diversité manque de précision puisqu'une majorité de bactéries ne sont pas cultivables en laboratoire (Barton et Northup, 2011; Dykhuizen, 1998). La différence de température à laquelle les bactéries sont confrontées entre les sites pourrait également expliquer en partie la différence de diversité nord-sud observée (Hoekman, 2007). Au nord, les températures sont généralement plus froides et les journées estivales plus longues, contribuant à modifier les interactions entre les populations bactériennes et les différents étages de la chaîne trophique (Hoekman, 2007) influençant du même coup la diversité observée. Enfin, au niveau du métabolisme, on

remarque chez des algues microscopiques, les coccolithophores, un lien entre la température minimale de croissance et la latitude à laquelle on les retrouve (Buitenhuis *et al.*, 2008), il ne serait donc pas étonnant que ce lien soit retrouvé également chez les bactéries.

Étant donné que la diversité spécifique d'une communauté peut avoir un effet sur la taille des niches, il est important de la considérer lors de l'interprétation des résultats. De plus, l'étude de Buckley *et al.* (2003) sur la diversité a été faite en utilisant les morphotypes bactériens, tout comme ce qui est prévu d'être fait au cours de ce projet. Ainsi, il sera possible de comparer les deux résultats, qui vont avoir été fait le long d'un gradient latitudinal.

1.2 Objectifs et hypothèse

La TME prédit une réponse exponentielle du métabolisme avec la température. Bien que cette réponse ne soit pas celle observée au niveau des individus, cette recherche se penche sur celle de l'ensemble de la communauté. En effet, il est attendu que l'ensemble des réponses individuelles s'insèrent sous une courbe exponentielle afin de représenter la réponse globale de la communauté. La réponse individuelle représenterait ainsi la niche climatique des organismes.

L'objectif principal de cette recherche est de tester les prédictions de la TME sur les communautés afin de vérifier son application à une échelle macroscopique. Une communauté est formée d'un assemblage d'espèces pouvant occuper diverses niches écologiques (Ackerly, 2003). Ainsi, bien que la réponse métabolique de chaque espèce face à la température puisse prendre une forme généralement unimodale, qui devrait correspondre à la niche climatique de l'espèce, la réponse métabolique de la communauté pourrait s'inscrire sous une courbe exponentielle, tel que prédit par la TME. Il s'agirait ici de combiner deux théories qui, seules, n'arrivent pas à expliquer complètement ce qui est observé par la recherche mais qui, combinées, pourraient peut-être arriver à fournir une explication plus cohérente de la réalité. Cette recherche s'intéresse donc à la réponse métabolique de plusieurs communautés provenant d'environnements différents. Celles-ci seront soumises à différentes températures afin de déterminer si leur métabolisme correspond à la prédiction de la TME. Le modèle écologique privilégié est celui des bactéries se développant à l'intérieur des feuilles de sarracénies pourpres, en raison de la facilité de manipulation de ce système, de sa reproductibilité et du temps de génération court des bactéries permettant

d'effectuer plusieurs expériences en peu de temps. Il est espéré que les résultats permettront de mieux comprendre la dynamique derrière le fonctionnement des communautés et de leur assemblage.

Ainsi, l'objectif principal de ce projet est de déterminer si les réponses individuelles de croissance influencées par la température s'emboîtent pour donner une réponse cumulative exponentielle au niveau de la communauté. Cet objectif principal a été divisé en trois hypothèses afin d'y répondre plus facilement.

H1 : L'ensemble des taux de croissance bactériens mesurés s'insèrent sous une enveloppe de forme exponentielle.

Prédiction : Le modèle exponentiel aura un AIC inférieur à celui du modèle unimodal.

H2 : Le taux de croissance des bactéries est une réponse universelle de forme unimodale.

Prédiction : Le modèle unimodal aura un AIC inférieur à celui du modèle exponentiel.

H3 : Les points cardinaux de la niche thermique des bactéries dépendent de leur provenance.

Prédiction : Il y a une relation positive entre les températures optimale, minimale et maximale de la croissance bactérienne et le lieu de prélèvement de la bactérie, bien que celle-ci soit plus faible pour la température maximale.

La forme de la réponse des communautés sera déterminée d'après celle de l'enveloppe contenant l'ensemble des réponses métaboliques individuelles. La forme de la réponse des bactéries provenant d'une unique communauté sera aussi évaluée. Au niveau des bactéries individuelles, la courbe de performance à la température (TPC) sera déterminée pour permettre le calcul des points cardinaux. Chez l'ensemble des communautés et pour les communautés uniques, deux principales réponses sont envisagées. Elle pourrait être de forme exponentielle, tel que prédit par la TME ou de forme quadratique, à l'instar de la réponse individuelle. Ce sont ces deux réponses qui ont été envisagées dans les prédictions, bien que d'autres modèles puissent se révéler meilleurs au vu des résultats. Des analyses statistiques permettront de déterminer laquelle de ces réponses correspond le mieux aux données obtenues, ou encore si elle correspond à une réponse non envisagée.

1.3 Méthodologie

1.3.1 Terrain

Les données utilisées dans le cadre ce projet ont été récoltées lors d'un échantillonnage de grande ampleur réalisé à l'été 2016. En collaboration avec des équipes de recherche aux États-Unis, des échantillons d'eau provenant de feuilles de sarracénies pourpres ont été recueillis le long d'un gradient latitudinal de la Floride jusqu'à la Baie James, près de la municipalité de Radisson. Trente-quatre sites ont ainsi été échantillonnés. Sur chacun d'eux, un transect de 120 m était tracé le long duquel diverses mesures étaient prises sur vingt-quatre rosettes, séparées d'au moins 5 m, afin de répondre aux besoins de plusieurs projets. Dans le cadre de cette expérience, l'eau d'une jeune feuille de l'année de la première rosette du transect était récoltée et il en était de même à tous les cinq plants (1, 5, 10, 15, 20), pour un total de cinq plants. À l'occasion, l'eau de six feuilles a été recueillie alors qu'à certains sites, les feuilles ne contenaient pas suffisamment d'eau pour être en mesure de la collecter. Ainsi, l'eau de feuilles de sarracénies n'a été récoltée que sur vingt-neuf des trente-quatre sites.

Les feuilles de sarracénies dont l'eau a été récoltée étaient d'abord cueillies. Leur contenu était ensuite homogénéisé avant d'être versé dans un tube Falcon de 50 mL. Cette eau était filtrée sur des filtres papiers d'environ 30 microns. Si 5 mL ou plus d'eau était obtenu après la filtration, 3 microtubes à centrifuge étaient remplis avec 1 mL d'eau filtrée de la feuille et 1,67 mL de glycérol 100% pour une concentration finale à 60% v/v. Si moins de 5 mL d'eau filtrée était obtenu, celle-ci était diluée avec de l'eau déionisée stérile jusqu'à atteindre un volume total de 5 mL, puis la même procédure que précédemment était suivie. Sur le terrain, les échantillons étaient gardés en permanence sur la glace en attendant de pouvoir les entreposer à -80°C afin de pouvoir les conserver pour une période prolongée.

1.3.2 Laboratoire

La suite de l'expérience s'est effectuée en laboratoire et en milieu aseptique. Elle s'est divisée en deux étapes. Dans un premier temps, les souches bactériennes ont été isolées de chaque communauté afin de pouvoir mesurer leur taux de croissance spécifique. L'utilisation du terme souche bactérienne est ici favorisé puisqu'aucun séquençage d'ADN ou

d'ARN n'a été effectué pour s'assurer que les espèces isolées étaient bel et bien des espèces différentes. Le terme souche permet donc de qualifier des bactéries dont les colonies étaient physiquement distinctes, sans assumer qu'elles sont d'espèces différentes. Dans un second temps, ces taux de croissance ont été calculés par cytométrie.

1.3.2.1 Isolation des souches bactériennes Les souches bactériennes ont été isolées en étalant sur une gélose d'agar nutritif (NA) 10 μ L d'eau contenue dans les microtubes à centrifuge à l'aide d'un fil à boucle. Chaque échantillon, correspondant à l'eau retrouvée dans une feuille, était étalé une fois sur une gélose. Chaque gélose était incubée à 20°C pendant 24 à 48 h. Après ce délai, chaque bactérie avait eu le temps de se multiplier et de former une colonie visible sur la gélose. Les colonies bactériennes étaient ensuite identifiées selon le morphotype de leur colonie. Différentes caractéristiques ont été retenues pour discriminer les différentes colonies bactériennes incluant la couleur, la taille, la forme, l'élévation, le contour, l'opacité, la consistance et l'odeur. Par la suite, les colonies décrites étaient isolées sur une gélose NA fraîche par striation à 3 étapes, puis incubées à nouveau à 20°C. Cette étape était répétée aussi longtemps que la bactérie était mal isolée sur la gélose, généralement 2 à 3 fois. Lorsqu'une bactérie était jugée suffisamment bien isolée, une colonie était récupérée de la gélose et placée dans une plaque 96 puits à puits profonds ainsi que dans un tube Eppendorf de 2 mL chacun contenant 400 μ L de bouillon nutritif (NB) et 600 μ L de glycérol 100%, pour une concentration finale à 60% v/v. Les échantillons étaient finalement conservés à -80°C jusqu'à leur utilisation pour le calcul des taux de croissance. Sept cents souches bactériennes ont ainsi été isolées.

1.3.2.2 Mesure du taux de croissance bactérien Bien que 700 souches bactériennes aient été isolées, le taux de croissance de 174 souches a été calculé pour des raisons de contraintes de temps et de faisabilité. Ces souches ont été divisées en trois groupes, dont les taux de croissance ont été mesurés à des moments différents. Chaque groupe contenait 60 souches, soit 57 souches uniques à chaque groupe et 3 souches répétées entre les groupes.

Afin de densifier les populations de souches bactériennes précédemment isolées et conservées à -80°C, celles-ci ont été transférées dans du bouillon NB frais. Approximativement 10 μ L d'échantillon était prélevé du tube Eppendorf contenant la souche avec un fil à

boucle de 10 μ l. Ce volume était transféré dans une plaque 96 puits à fond plat contenant du bouillon NB. Cette plaque était ensuite immédiatement incubée à 20°C pendant 24 h. Lors de ces manipulations, les échantillons de souches bactériennes ainsi que la plaque 96 puits à fond plat étaient conservés sur la glace.

Après les 24 h d'incubation, 20 μ L de bouillon bactérien était transféré dans une plaque 96 puits profonds contenant déjà 980 μ L de bouillon NB frais. Cette étape a été répétée pour 10 plaques, soit une pour chacune des températures sélectionnées (8.5, 12, 15.5, 19, 22.5, 26, 29.5, 33, 36.5 et 40°C). Une fois inoculée, chacune des plaques était immédiatement mise en incubation à l'une de ces températures.

Afin de suivre la progression de la croissance bactérienne, des mesures de densité optique (DO) à 600 nm ont été réalisées après 3, 6, 9, 12, 24 et 48 h d'incubation pour chacune des plaques (voir Annexe A). Pour ce faire, 75 μ l de bouillon bactérien provenant de chacun des puits était transféré sur une plaque 96 puits à fond plat, contenant préalablement 25 μ l de PBS 10X (concentration finale 1X). Immédiatement après, 35 μ l de formaldéhyde 4% (concentration finale 1%) était ajouté afin d'arrêter la croissance bactérienne. La plaque était finalement entourée de parafilm avant d'être lue par un spectrophotomètre de marque Tecan.

Afin de pouvoir calculer plus précisément le taux de croissance, des mesures supplémentaires étaient prises après 3h et 9h d'incubation au cytomètre BD Accuri C6. Une seconde plaque 96 puits à fond plat était préparée de la même façon que lors de la lecture au spectrophotomètre et mise en réserve à 4°C. Au moment de la lecture, 15 μ l de SYBR Green I 10X (concentration finale 1X) étaient ajoutés à chacun des puits de la plaque. Celle-ci était lue après être restée 10 minutes dans l'obscurité complète, afin de laisser agir le SYBR Green I. Le volume prélevé était de 50 μ l pour chacun des puits, à vitesse moyenne. Lorsque la concentration en bactéries étaient trop élevée (> 5000 cellules/ μ l), une dilution 1:10 était effectuée avant de refaire une lecture immédiatement au cytomètre.

Le taux de croissance a été calculé à partir des décomptes bactériens obtenus au cytomètre. Les bactéries ont été isolées du bruit de fond en utilisant le paramètre de fluorescence FL1-H et le paramètre de taille FSC-H. Une délimitation manuelle et fixe a été établie pour toutes les souches bactériennes. Tous les événements comptés à l'intérieur de cette

délimitation ont été utilisés pour calculer le taux de croissance. La forme de la relation entre le taux de croissance et la température a été déterminée en utilisant sept équations citées dans l'article de Low-Décarie *et al.* (2017).

Les résultats obtenus à la suite de cette expérience sont décrits dans le deuxième chapitre de ce mémoire. Une discussion générale forme le troisième et dernier chapitre.

CHAPITRE 2

UNIMODAL COLLECTIVE RESPONSE OF COMMUNITIES TO A TEMPERATURE GRADIENT WITH NO SIGNS OF LOCAL ADAPTATION

par

Stéphanie Préfontaine, Guillaume Blanchet, Étienne Low-Décarie, Timothée Poisot et
Dominique Gravel

2.1 Mise en contexte et contribution des auteurs

La température est une variable environnementale influençant de façon majeure l'activité métabolique chez les organismes, de la cellule aux écosystèmes. Bien que son impact sur les espèces soit très étudié, il est peu compris au niveau des communautés. Ce qui est observé à ces deux niveaux semble a priori contradictoire. Les espèces semblent répondre à la température selon la théorie de la distribution des espèces, c'est-à-dire qu'elles ont une performance optimale aux conditions environnementales sous lesquelles on les retrouve. Cependant, la réponse des communautés semble se conformer aux prédictions de la TME. Celle-ci se base sur la loi d'Arrhenius pour prédire une hausse exponentielle des performances avec l'augmentation de la température. Dans ce projet, nous testons une idée qui tente de concilier les deux théories. Nous proposons que les communautés pourraient être composées d'un assemblage d'espèces répondant de façon unimodale à la température. L'ensemble de ces réponses individuelles, à travers plusieurs communautés, formerait un continuum compris sous une limite correspondant à la loi d'Arrhenius ainsi qu'aux prédictions de la TME. Cette étude apporte ainsi une meilleure compréhension de l'influence de l'assemblage d'espèces sur les performances de communautés ayant diverses origines. De

plus, elle permet de traiter la théorie métabolique sous un angle nouveau, et de tester ses prédictions à travers plusieurs niveaux d'organisation du vivant.

L'article présenté ci-dessous est de format court puisqu'il sera soumis au journal *Biology Letters*. L'idée originale du projet provient de mon directeur de recherche, Dominique Gravel. Nous avons élaboré ensemble le protocole de recherche. J'ai contribué à ce projet de recherche en effectuant la revue de littérature, en participant à la collecte de données, et en veillant à préparer et à réaliser les tests préliminaires ainsi que l'expérience principale avec l'aide de professionnels de recherches. Guillaume Blanchet, Dominique Gravel et moi-même avons effectué les analyses statistiques. Étienne Low-Décarie a fourni une aide précieuse et d'importants conseils quant aux problèmes rencontrés en cytométrie et pour l'acquisition de certains résultats. Il a notamment aidé à interpréter les sorties du cytomètre, donné des conseils sur la méthodologie et sur la façon de calculer l'énergie d'activation. Timothée Poisot a fourni des idées et des conseils importants à l'avancement du projet. Je suis la principale auteure du manuscrit, bien que celui-ci ait été retouché par les co-auteurs à des fins de publication scientifique. Tous les co-auteurs ont relu le manuscrit. J'ai modifié celui-ci en fonction de leurs commentaires, en plus de ceux de mon comité de conseillers.

2.2 Abstract

Temperature considerably affects all levels of biological organisation through metabolic activity. While species usually exhibit a unimodal response to temperature gradients, the response of communities seems exponential. We therefore investigated if the community level response to temperature could be composed by an assemblage of species hump-shape responses. We tested if the collection of those responses were restrained by an envelope corresponding to the expectations from metabolic theory of ecology (MTE). Bacteria from a wide 3000 km latitudinal gradient in North America were hence sampled. Seven models were then fitted to the growth rate response of 174 bacterial strains from purple pitcher plants (*Sarracenia purpurea*). We looked at the different characteristics of each temperature curve response (TPC) to detect any signs of local adaptation to temperature. We found no support for a universal exponential response at the community level, although activation energy was close to the MTE expectation. No correlation was found between the TPC characteristics of either communities or species and latitude. A lot of variation in bacterial growth rates was also present at any given temperature, suggesting

that thermodynamic constraints may shape an envelope of possible performances while other factors may significantly affect growth rates.

2.3 Introduction

Temperature is a fundamental driver of metabolic activity and its effect scales up to all levels of biological organisation (Brown *et al.*, 2004), influencing demography (Savage *et al.*, 2004) distribution (e.g. Overgaard *et al.*, 2011; Root *et al.*, 2003), biodiversity (Jablonski *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2002) and ecosystem productivity (e.g O'Reilly *et al.*, 2003). As a consequence, global warming induces the movement of many species toward the poles (Cannone *et al.*, 2007; Parmesan, 2006; Parmesan et Yohe, 2003; Parmesan *et al.*, 1999) and in altitude (Holzinger *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2005) at different rates (Montoya et Raffaelli, 2010), thus modifying species assemblages (Magozzi et Calosi, 2015) and threatening how communities function as a whole. Although individual species response to variation in temperature is well known, it is much harder to anticipate how communities do so. On the one hand, based on Arrhenius kinetics (Brown *et al.*, 2004; Savage *et al.*, 2004), the metabolic theory of ecology (MTE) predicts an exponential rise of biological activities with increasing temperatures. On the other hand, species distribution theory (Godsoe *et al.*, 2017) considers that species differ in their performance along a temperature gradient, with an optimal response under conditions where they are found. While previous research (see Gray *et al.*, 2016; Regaudie-de Gioux et Duarte, 2012) have found compelling evidence that communities and ecosystems may respond to a temperature gradient in accordance with MTE predictions, we still very poorly understand how the diversity of performance responses within and across communities scales up at higher levels of organisation.

Exponential scaling of performance with temperature predicted by the MTE is incoherent with the idea of a "niche" that arises from local adaptation. One plausible solution to this conundrum proposed a long time ago (Norberg, 2004; Eppley, 1972) is a continuum where every single species may exhibit a hump-shape response while collectively the entire species pool may respond according to Arrhenius exponential relationship (Figure 5A). In such a situation, replacement by the fittest species across the gradient would ensure an exponential response of the whole. This hypothesis would explain simultaneously why species distribution is strongly associated to temperature (Schweiger et Beierkuhnlein, 2016) and why communities as a whole respond quite systematically positively to experimental

warming (Gray *et al.*, 2016; Regaudie-de Gioux et Duarte, 2012). Indeed, bacteria from different geographical origins have been found to consistently respond positively to a 15°C gradient (Gray *et al.*, 2016).

Our main objective was thus to test experimentally the hypothesis that exponential scaling of temperature responses arises from a collection of hump-shaped species-specific responses, taking advantage of some unique features of microbial communities found inside the leaves of the carnivorous purple pitcher plant (*Sarracenia purpurea*). This model system (Srivastava *et al.*, 2004) provides a standardized habitat to sample diverse communities across a 20°C temperature gradient in North America, from Florida to Canadian’s taiga. Microbial activity in the plant is essential to perform insect decomposition and provide nutrients to the host plant (Ellison *et al.*, 2003). We therefore quantified temperature response curves (TPC) of 174 unique bacterial strains collected from 20 different locations across a 3000 km latitudinal gradient. We first tested if the response of the entire pool of species (i.e. their TPC) did correspond to the MTE prediction of an exponential envelope with an average activation energy (E) close to 0.65 eV (Allen et Gillooly, 2006; Gillooly *et al.*, 2006). We subsequently examined if this prediction could also apply when only considering species belonging to single communities. We further investigated if individual TPC do follow exponential or hump-shaped relationship by comparing different functions from Low-Décarie *et al.* (2017). An exponential response at any of those levels would imply that temperature has a more significant effect on the response of the metabolism than any adaptative mechanism. A unimodal response, however, would point out the importance of other factors that might limit the effect of temperature at each level. We extracted characteristics of each individual TPC (maximum, minimum, optimum and width) and verified if these were related to the geographical origin of each strain, as expected by species distribution theory. Finally, we computed the activation energy of each TPC using the slope of their rising phase in order to compare their values with the one expected by the MTE. This slope was computed as the metabolism against the inverse of the temperature in Kelvin. Hence, a higher slope would stand for a greater sensitivity to temperature, and therefore a stronger impact of temperature on the metabolism.

2.4 Material and method

Twenty bogs were sampled along a 3000 km latitudinal gradient from Liberty County (Florida, USA) to Radisson (Québec, Canada) between Mai and August 2016. For each site, homogenized water was collected from the leaf of one pitcher plant every 25 m along a 100 m transect before being filtered using 0.30 μ m filter. Glycerol was added to a final concentration of 60% v/v to every sample for preservation. Samples were preserved at -80°C until used.

Samples were spread and grown on Nutrient Agar (NA) plates. Each was incubated at 20°C during 24 h before bacterial strains were differentiated according to their morphotype. Bacterial colonies were subsequently isolated on NA plates using a striation technique. Isolated bacterial strains were stored at -80°C in Eppendorf tubes containing 2 ml of Nutrient Broth (NB) and glycerol 60% v/v.

Growth rate of 174 different strains was measured on three separate times. The growth rate of 60 strains was measured on each occasion (57 unique strains and 3 repeated strains). Approximately 10 μ l of isolated strains were taken from the Eppendorf tube and incubated in 96-well plates filled with 200 μ l of NB. The plate was then immediately incubated at 20°C for 24 h.

20 μ l of bacterial broth from each well was then transferred in 10 deep well plates containing 980 μ l of fresh NB. Each plate was immediately incubated at one of the 10 selected temperatures (8.5, 12, 15.5, 19, 22.5, 25, 29.5, 33, 36.5 or 40°C).

A population count was performed after 3 and 12 h with a BD Accuri C6 cytometer. Due to the great amount of plates, 35 μ l of formaldehyde 4% (final concentration of 1% v/v) was added to each well containing 75 μ l of bacterial broth and 25 μ l of PBS to end cell growth. 15 μ l of SYBR Green I (final concentration of 1X) was added to the plates just before they were read. They were then kept 10 minutes in the dark at room temperature and read. The cytometer ran at medium speed in a darkened room and collected 50 μ l from each well.

Bacterial populations were isolated from the noise using FL1-H fluorescence parameter against FSC-H parameter. A manual rectangular gate was established and used for all bacterial strains. Using the number of events included inside the gate, the growth rate was calculated using equation 6 :

$$k = (\ln(N_1) - \ln(N_0))/t_1 - t_0 \quad (6)$$

where k is the growth rate, N the number of events included inside the gate and t the time in hours.

Six different models from Low-Décarie *et al.* (2017) as well as the Arrhenius exponential curve were considered to compare the shape of the TPC. Only equations with a maximum of 4 parameters were considered to avoid overfitting. Aside from the Arrhenius equation, the models used are variants of a hump-shape relationship, either empirical or mechanistic (Table 1). Models were fitted by maximum likelihood for the entire dataset, for unique communities and for each strain independently. A skewed normal distribution was considered. Models were compared by R^2 , log-likelihood and AIC. The characteristics of each TPC was determined according to the best equation. The optimum was found taking the derivative of the model. Maximum, minimum and width were estimated after the 95% area under the curve. The activation energy was computed as the slope between the minimum and the optimum value of each TPC with the equation fitting the most bacterial strains. It was only retrieved for the strains best fitted by this equation.

2.5 Results

The TPC of the entire pool of species was first investigated and no support for a universal exponential response was found. The best model was a hump-shaped TPC (Eq. 4, Table 1) with an optimal temperature of 34.6°C. An exponential phase was observed for the range of temperatures between 8.5°C and 34.6°C, followed by a sharp decline in performance after reaching the optimum. Its increasing phase had an activation energy at the mean of 0.70 eV, 0.29 eV at the 95th percentile and 0.30 eV at the 99th percentile. We found strong variations in growth rate across the temperature gradient, suggesting significant variation

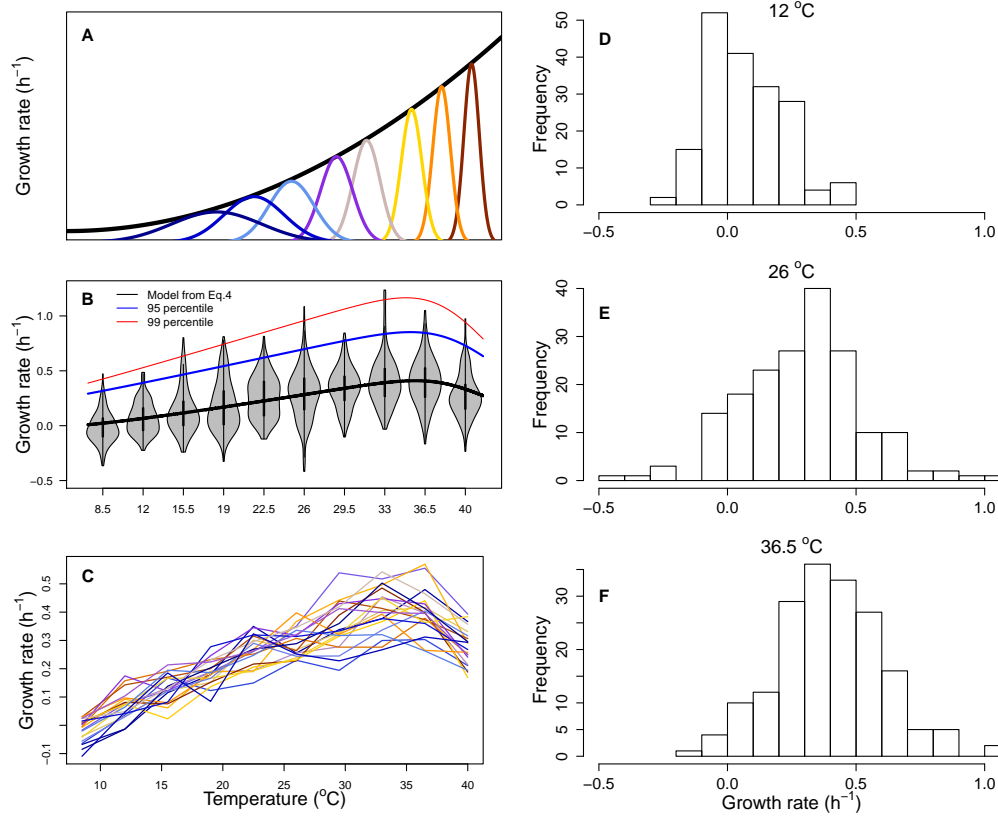


Figure 5 – Representation of the principal hypothesis and the corresponding results.

(A) Bacterial strains respond to temperature with a hump-shape response in accordance with the species distribution theory. An exponential envelope holds the collection of hump-shape responses, thus congruent with MTE predictions. The collection of responses include bacterial strains from high latitudes (left) to low latitudes (right). (B) Maximal bacterial growth rate for each bacterial strain at each temperature. Lines represent the best fitted model (black) and quantile regression models at the 95th and 99th percentile. (C) Mean bacterial growth rate at each temperature for each site. As in (A), sites from high latitudes are in blue while sites from low latitudes are in red. (D-F) Distribution of bacterial growth rate of the whole dataset at a low temperature (12°C), an intermediate temperature (26°C) and a high temperature (36.5°C). There is a lot of variation in growth rates at each of those temperatures.

among strains. The distribution of growth rates seemed right skewed at low temperature, but normally distributed near the optimal temperature (Figure 5D-F).

Most equations fitted data similarly, except for the exponential equation that performed much worst (Table 1). In general, equations based on physical principles (2,3,4) did not performed better than empirical ones (1,5,7), except for equation 1 (exponential) that very poorly fit the data (R^2). Overall, equations 2 and 4 were slightly better fit.

Table 1 – Arrhenius equation (1) followed by equations from Low-Décarie *et al.* (2017) (2-7).

Type	Num	Equation	R ²	Diff AIC	Diff LL
Arrhenius	1	$a * \exp(bx)$	0.139	1770.04	887.02
	2	$a * \exp\left(\frac{-b}{x}\right) - c * \exp\left(\frac{-d}{x}\right)$	0.310	6.3	3.15
Mechanistic	3	$ax * \exp\left(\frac{\frac{-b}{x}}{1 + \exp\left(\frac{-c}{x}\right) * \exp\left(\frac{-d}{x}\right)}\right)$	0.251	146.58	73.29
	4	$a * \left(\frac{\frac{x}{293.15} * \exp\left(b\left(\frac{1}{293.15} - \frac{1}{x}\right)\right)}{1 + \exp\left(c\left(\frac{1}{d} - \frac{1}{x}\right)\right)}\right)$	0.310	0	0
Empirical	5	$a * \exp\left(\frac{-(b-x)^2}{2c^2}\right)$	0.208	235.69	118.84
	6	$a * \exp(bx) \left(\frac{1 - (c-x)^2}{4d^2}\right)$	0.290	64.12	32.06
	7	$a + bx + cx^2$	0.296	46.14	24.07

The values of R², AIC and log-likelihood obtained for the collective response of the entire dataset are presented.

Table 2 – Fit for each equation for unique bacterial strains after the R^2 , the AIC and the log-likelihood.

Num	Freq	Mean R^2	Freq	Mean Diff AIC	Freq	Mean Diff LL
1	0	NA	10	15.47	0	NA
2	17	0.760	2	0	15	1.13
3	0	NA	0	NA	0	NA
4	104	0.721	60	10.08	108	1.87
5	22	0.769	53	9.95	20	1.27
6	18	0.802	13	7.47	18	0
7	13	0.705	36	12.32	13	3.65

Only the means are presented. The number of times where an equation best represents the data of a bacteria after one of those values (Freq) appears for each method. Equations are numbered as in Table 1.

Most unique communities were best fitted by equation 4 (45%), followed by equation 7 (20%) and equations 2 and 6 (15% each). The optimum for each community was reached between 22.2 and 37.6°C, with a mean value of 33.1°C, which is similar to the value obtained with the whole dataset. The activation energy of the communities varied between 0.24 eV and 1.03 eV, with a mean of 0.57 eV. No correlation was found between the optimum temperature for growth reached by a unique community and its latitude of origin.

We therefore investigated the TPC of each individual strain, again comparing the seven different models. Almost all strains had unimodal responses and for those that did not, it was mainly because they never reached their optimal temperature for growth, or that

they reached a plateau. Equation 4 was the best fit for 60% of bacterial TPC, followed by equation 5 for only 13% of the strains (Table 2). Hence, equation 4 was used to compute the different TPC characteristics. Bacterial strains (168 out of 174) reached maxima between 9.0 and 39.1 °C for a mean of 28.8°C. The maximal activation energy obtained was 2.11 eV, the minimum 0.06 eV, the mean 1.13 eV and the median 1.11 eV (97 out of 104 bacterial strains). Bacterial strains TPC varied greatly, but there was no correlation between neither maximum, minimum, optimum and width with latitude. This observation was confirmed by a PCA, which showed no correlation between any of the TPC characteristics, latitude and activation energy (Figure 6).

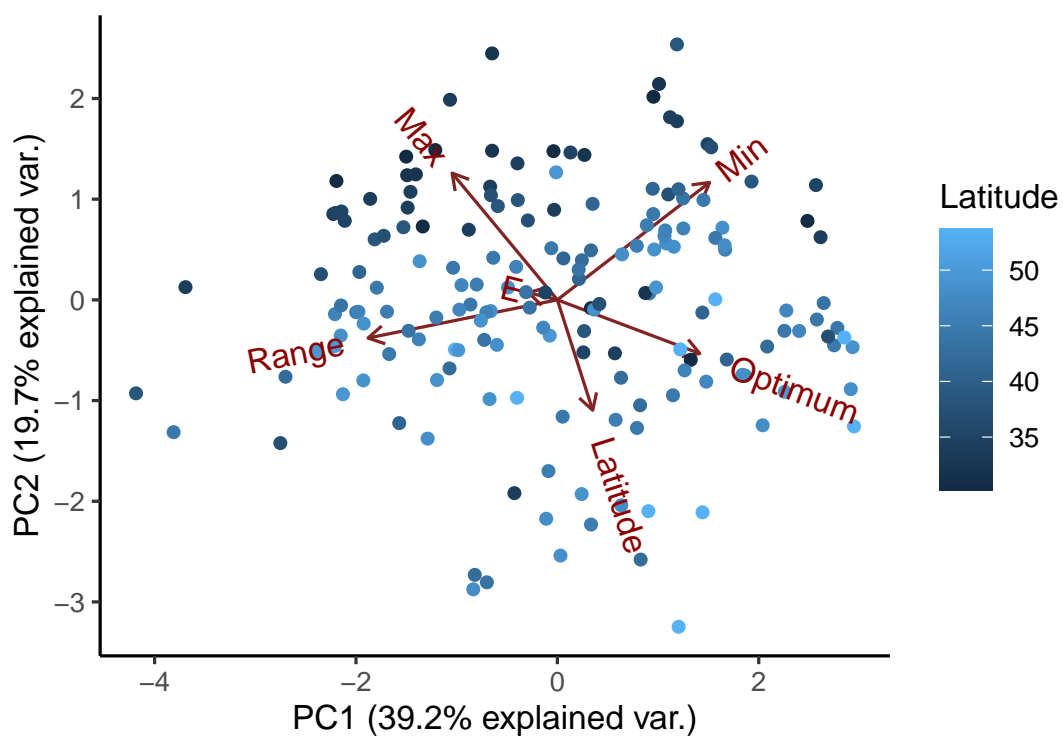


Figure 6 – PCA results with the two main principal components.

There is no correlation between any of the TPC variables (maximum, minimum, optimum and range (width), latitude and activation energy (E)).

2.6 Discussion

Bacterial growth rate along a latitudinal gradient seems restrained under a hump-shape envelope. The relationship between temperature and growth rate peaked at 34.6°C before it decreased, even though some bacteria had an optimal temperature for growth higher than this value. This phenomenon was also reported when looking at growth (Bissinger *et al.*, 2008) and respiration rates (Sand-Jensen *et al.*, 2007; Spooner et Vaughn, 2008). It challenges the MTE since Arrhenius relation, on which it relies, does not seem adequate to describe thermal growth rate dependence at high temperature, even with individuals thriving at those temperatures. Indeed, they should have been able to reach higher growth rates due to a faster metabolism. High maintenance costs (Sand-Jensen *et al.*, 2007) or possible lower substrate affinity at high temperature (e.g. Sørensen *et al.*, 2015) may affect the efficiency of the metabolism and prevent the reach of higher growth rates.

Although the activation energy of 0.70 eV obtained from Eq. 4 for the whole dataset was relatively close to the MTE prediction of 0.65 eV, the activation energy of the envelope was far below expectations, at only 0.29 eV at the 95th percentile. The acceleration of growth rates was thus faster near the mean of the relationship than for growth rates that were already high. Hence, the MTE seems less relevant for the understanding of the envelope of a community than for its mean. However, it is important to consider the large variation observed in E between individual strains and communities, as has been mentioned in other studies (Dell *et al.*, 2011; Knies et Kingsolver, 2010; Marshall et McQuaid, 2010; Irlich *et al.*, 2009). Caution should thus be exercised when using the mean as a measure of comparison between species or levels of organisation. Irlich *et al.* (2009) reported variation in the slopes related with latitude. No such correlation was observed here, although the multivariate structure seems related to latitude to a certain extent.

A striking observation is the important variation observed in the TPC's optima reached by bacterial strains. While thermodynamic constraints may shape an envelope of possible performances, other factors may generate significant variation amongst strains (e.g. Kremer et al., 2017), which would explain why all optima did not reach the envelope. We nonetheless observed no evidence of local adaptation to temperature, whether we looked at the optimal performance, the width of the TPC or the minimal/maximal performances. Although only speculations can be proposed to explain the absence of correlation, some

artificial and natural causes can be put forward. As psychrotrophic and psychrophilic bacteria are difficult to grow in laboratory (Kotsyurbenko, 2005), it is possible that they were underrepresented. Some selection by temperature may have happened artificially when isolating bacterial strains. Pitcher plants are colonised by bacteria from the environment and widespread organisms as bacteria may perform generally better at low temperatures (Overgaard *et al.*, 2011). Variation in temperature at each site, within a day, a season and over the year may also ensure a diverse pool of responses to persist throughout the year. If their plasticity allows them to survive in this harsh environments and environmental selection is not strong enough to force adaptation, it is reasonable to believe that a particular bacteria could invade the community if its niche isn't already taken and persist. Moreover, some bacteria may have the ability to grow in environmental conditions far outside the range they usually experience, as extremophiles have been found to thrive in a benign environment (Low-Décarie *et al.*, 2016). Therefore, no differences would be seen along the latitudinal gradient. The similarity between the communities might also be attributable to the plant itself. Possible bacterial selection from the plant has already been proposed (see Adlassnig *et al.*, 2010). Therefore, it could select bacteria with different ecological roles which could induce different responses to temperature (Amarasekare et Savage, 2011). Furthermore, bacteria could have different growth rate capacities if they belong to different functional group, as has been observed with phytoplankton populations (Kremer *et al.*, 2017).

2.7 Conclusion

We found that along a latitudinal gradient across North America, bacterial communities from pitcher plants did not exhibit a universal exponential response to temperature or any kind of local adaptation. The overall temperature response curve of a large pool of 174 bacterial strains is best described as a hump-shaped collection of highly variable individual responses. The collective response to temperature did correspond to MTE predictions within the temperature range of 8.5 to 34.6°C but significantly departed from it at higher temperatures. The same observation can be made from individual communities. It is however much more difficult to find generalities at the individual strain level, as we found a lot of variation in the TPC of bacterial strains as well as in their activation energy. These findings are important to help understand how communities performances are defined by the populations that composed them and how temperature can modify these assemblages.

A better understanding of those concepts could have an important impact on how we protect biodiversity, although much more research is needed.

2.8 Acknowledgements

We thank Alicia McGrew for the elaboration of the field protocol and all the team from Benjamin Baiser lab that helped to collect the samples in the USA ; Jonathan Brassard for the field logistic in Québec and the laboratory support ; Mathilde Besson and Antoine Hénault for laboratory/field support ; Daniel Garneau for cytometry support ; and Mark Vellend and Sébastien Rodrigue for their valuable input. Funding was provided by a Discovery Grant to Dominique Gravel from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Faculté des sciences de l'Université de Sherbrooke.

RÉFÉRENCES

- Adlassnig, W., Peroutka, M. et Lendl, T. (2010). Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat : composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities. *Annals of botany*, 107(2):181–194.
- Allen, A. P. et Gillooly, J. F. (2006). Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology letters*, 9(8):947–954.
- Amarasekare, P. et Savage, V. (2011). A framework for elucidating the temperature dependence of fitness. *The American Naturalist*, 179(2):178–191.
- Bissinger, J. E., Montagnes, D. J., harples, J. et Atkinson, D. (2008). Predicting marine phytoplankton maximum growth rates from temperature : Improving on the eppley curve using quantile regression. *Limnology and Oceanography*, 53(2):487–493.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. et West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7):1771–1789.
- Cannone, N., Sgorbati, S. et Guglielmin, M. (2007). Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7):360–364.
- Dell, A. I., Pawar, S. et Savage, V. M. (2011). Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(26):10591–10596.
- Ellison, A. M., Gotelli, N. J., Brewer, J. S., Cochran-Stafira, D. L., Kneitel, J. M., Miller, T. E., Worley, A. C. et Zamora, R. (2003). The evolutionary ecology of carnivorous plants.
- Eppley, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. bull*, 70(4):1063–1085.
- Gillooly, J., Allen, A., Savage, V., Charnov, E., West, G. et Brown, J. (2006). Response to Clarke and Fraser : effects of temperature on metabolic rate. *Functional Ecology*, 20(2):400–404.
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R. D. et Gravel, D. (2017). Integrating biogeography with contemporary niche theory. *Trends in ecology & evolution*, 32(7):488–499.

- Gray, S. M., Poisot, T., Harvey, E., Mouquet, N., Miller, T. E. et Gravel, D. (2016). Temperature and trophic structure are driving microbial productivity along a biogeographical gradient. *Ecography*, 39(10):981–989.
- Holzinger, B., Hülber, K., Camenisch, M. et Grabherr, G. (2008). Changes in plant species richness over the last century in the eastern Swiss Alps : elevational gradient, bedrock effects and migration rates. *Plant Ecology*, 195(2):179–196.
- Irlich, U. M., Terblanche, J. S., Blackburn, T. M. et Chown, S. L. (2009). Insect rate-temperature relationships : environmental variation and the metabolic theory of ecology. *The American Naturalist*, 174(6):819–835.
- Knies, J. L. et Kingsolver, J. G. (2010). Erroneous Arrhenius : modified Arrhenius model best explains the temperature dependence of ectotherm fitness. *The American Naturalist*, 176(2):227–233.
- Kotsyurbenko, O. (2005). Trophic interactions in the methanogenic microbial community of low-temperature terrestrial ecosystems. *FEMS microbiology ecology*, 53(1):3–13.
- Kremer, C. T., Thomas, M. K. et Litchman, E. (2017). Temperature-and size-scaling of phytoplankton population growth rates : Reconciling the Eppley curve and the metabolic theory of ecology. *Limnology and Oceanography*, 62(4):1658–1670.
- Low-Décarie, E., Boatman, T. G., Bennett, N., Passfield, W., Gavalás-Olea, A., Siegel, P. et Geider, R. J. (2017). Predictions of response to temperature are contingent on model choice and data quality. *Ecology and evolution*, 7(23):10467–10481.
- Magozzi, S. et Calosi, P. (2015). Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. *Global change biology*, 21(1):181–194.
- Marshall, D. J. et McQuaid, C. D. (2010). Warming reduces metabolic rate in marine snails : adaptation to fluctuating high temperatures challenges the metabolic theory of ecology. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 278(1703):281–288.
- Montoya, J. M. et Raffaelli, D. (2010). Climate change, biotic interactions and ecosystem services.

- Norberg, J. (2004). Biodiversity and ecosystem functioning : a complex adaptive systems approach. *Limnology and Oceanography*, 49(4part2):1269–1277.
- O'Reilly, C. M., Alin, S. R., Plisnier, P.-D., Cohen, A. S. et McKee, B. A. (2003). Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature*, 424(6950):766.
- Overgaard, J., Kristensen, T. N., Mitchell, K. A. et Hoffmann, A. A. (2011). Thermal tolerance in widespread and tropical *Drosophila* species : does phenotypic plasticity increase with latitude? *The American Naturalist*, 178(S1):S80–S96.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37:637–669.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T. *et al.* (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736):579.
- Parmesan, C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918):37.
- Regaudie-de Gioux, A. et Duarte, C. M. (2012). Temperature dependence of planktonic metabolism in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 26(1).
- Sand-Jensen, K., Pedersen, N. L. et Søndergaard, M. (2007). Bacterial metabolism in small temperate streams under contemporary and future climates. *Freshwater Biology*, 52(12):2340–2353.
- Savage, V. M., Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B. et Charnov, E. L. (2004). Effects of body size and temperature on population growth. *The American Naturalist*, 163(3):429–441.
- Schweiger, A. H. et Beierkuhnlein, C. (2016). Scale dependence of temperature as an abiotic driver of species' distributions. *Global ecology and biogeography*, 25(8):1013–1021.
- Sørensen, T. H., Cruys-Bagger, N., Windahl, M. S., Badino, S. F., Borch, K. et Westh, P. (2015). Temperature effects on kinetic parameters and substrate affinity of Cel7A cellobiohydrolases. *Journal of Biological Chemistry*, 290(36):22193–22202.

- Spooner, D. E. et Vaughn, C. C. (2008). A trait-based approach to species' roles in stream ecosystems : climate change, community structure, and material cycling. *Oecologia*, 158(2):307–317.
- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D. C. et Trzcinski, M. K. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology ? *Trends in ecology & evolution*, 19(7):379–384.
- Walther, G.-R., Beißner, S. et Burga, C. A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16(5):541–548.

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

La théorie de la distribution des espèces stipule que les espèces devraient être retrouvées là où leurs performances sont maximisées (Godsoe *et al.*, 2017). Cependant, lorsqu'elles s'assemblent en communautés, il devient difficile d'interpréter la performance de ces dernières face à certains paramètres abiotiques. Ainsi, lorsque Gray *et al.* (2016) ont observé que des communautés provenant d'un important gradient latitudinal avaient une réponse métabolique similaire face à l'augmentation de la température, il s'est avéré important d'essayer de comprendre si ce résultat pouvait être expliqué par la réponse individuelle des espèces composant ces communautés. En opposition avec l'adaptation locale préconisée par la théorie de la distribution des espèces, la réponse des communautés se rapproche plutôt de ce qui est avancé par la TME. Celle-ci s'appuie sur la cinétique d'Arrhenius pour prédire une augmentation exponentielle des taux métaboliques avec la température et ce, chez tous les organismes. Dans le contexte climatique actuel, il est d'autant plus pertinent de comprendre l'impact des espèces sur leurs communautés puisque celles-ci ne sont pas immuables. Les pressions climatiques qui s'exercent sur les espèces obligent celles-ci à développer des stratégies afin d'assurer leur survie et plusieurs d'entre elles tentent de suivre le déplacement de leur niche climatique (Grigg et Buckley, 2013; Overgaard *et al.*, 2011; Wiens et Graham, 2005). Cependant, toutes ne sont pas en mesure de le faire au même rythme. Ainsi, on assiste graduellement à des remaniements de communautés. Il est donc primordial d'avoir une meilleure connaissance de la composition actuelle des communautés et de leur fonctionnement. Pour y arriver, nous avons tenté de concilier les deux théories dans un ensemble cohérent en utilisant, à l'instar de Gray *et al.* (2016), les communautés bactériennes de sarracénies pourpres. Nous avons vérifié que les souches bactériennes présentaient bien une réponse unimodale après avoir été soumises à un gradient de température et nous avons examiné si l'ensemble de ces réponses formaient une succession sous une enveloppe exponentielle, correspondant aux prédictions de la TME. Pour ce faire, les phytotelmes des feuilles de sarracénies pourpres ont été échantillonnées, les espèces bactériennes isolées et leur performance à un gradient de température mesurée grâce à leur taux de croissance.

3.1 Justification de la méthodologie

Plusieurs tests préliminaires ont été nécessaires afin de perfectionner la méthode finale utilisée, notamment pour déterminer s'il fallait favoriser l'usage de la cytométrie au profit de la spectrophotométrie, puis pour optimiser la lecture au cytomètre et obtenir les lectures les plus précises possibles (voir Annexe B). La cytométrie a finalement été la méthode préconisée en raison de sa meilleure précision à faible densité de cellules et parce qu'elle permettait de contourner certains problèmes rencontrés en spectrophotométrie, par exemple la sensibilité de la lecture aux imperfections de la plaque (taches, buée, égratignures, etc) ou encore la possibilité de sous-estimer la DO à forte densité bactérienne. De plus, puisque nous travaillions avec des souches bactériennes que nous ne connaissions pas, la DO aurait également pu être affectée par la taille des cellules et ainsi nous fournir des résultats erronés (Steen, 2000). L'utilisation d'un cytomètre comporte aussi d'autres avantages comme l'acquisition d'une multitude d'informations simultanément pour chaque cellule (see Nebel-von Caron *et al.*, 2000) et l'obtention de résultats reproductibles (Hammes et Egli, 2005). Néanmoins, il est important de bien comprendre les limites de cette méthode qui peuvent avoir un impact sur les résultats. Par exemple, de grosses bactéries ou bien celles formant des agrégats peuvent perturber le décompte (Christaki *et al.*, 2011). La fixation des cellules, parfois nécessaire lorsque la cytométrie est utilisée, peut entraîner leur dégradation (Shibata *et al.*, 2006; Gasol et Del Giorgio, 2000) notamment par lyse cellulaire (Kamiya *et al.*, 2007) ou encore diminuer l'efficacité de la fluorescence (Kamiya *et al.*, 2007; Lebaron *et al.*, 1998; Giorgio *et al.*, 1996). Malgré tout, l'utilisation de la cytométrie en écologie prend de plus en plus d'ampleur. Ses nombreux avantages en font un outil de plus en plus utilisé, par exemple pour mesurer la diversité bactérienne (Props *et al.*, 2016), faire le décompte de protistes planctoniques (Zubkov *et al.*, 2006), déterminer le nombre de bactéries viables dans un environnement naturel (Porter *et al.*, 1995), étudier la microbiologie environnementale (Porter et Pickup, 2000) ainsi que bien d'autres applications (see Wang *et al.*, 2010).

3.2 Retour critique sur les résultats

La majorité des équations avaient des valeurs similaires lorsque leur AIC, leur fonction de vraisemblance (Log Likelihood) et leur R^2 était comparés. L'équation 4 a toutefois été retenue pour analyser la forme de la distribution de l'ensemble des réponses et pour déter-

miner la forme de son enveloppe (99^{ème} percentile) puisqu'elle était légèrement meilleure à travers tous les paramètres observés, en plus d'être l'équation représentant le plus fréquemment la meilleure courbe de réponse pour les communautés individuelles (45%) et les souches bactériennes (59%). Selon cette équation, l'augmentation exponentielle des taux de croissance concorde avec la TME jusqu'à l'atteinte de l'optimum. La diminution des taux de croissance au-dessus de cet optimum diverge des prédictions de la TME. Lorsque l'équation 4 est utilisée pour calculer les quantiles, il semble que les taux de croissances soient contenus sous une enveloppe unimodale plutôt qu'exponentielle, tel que cela avait été envisagé dans les hypothèses. Cette forme concorde avec ce qui est observé chez les communautés individuelles et les réponses bactériennes. Contrairement aux attentes, les taux de croissance optimaux des bactéries n'ont pas tous rejoint cette enveloppe. Ainsi, plusieurs bactéries ayant une même température optimale pouvaient obtenir un taux de croissance bien différent. Cette variation pourrait être attribuée à une variation dans la taille des cellules. Effectivement, celle-ci n'a pas été prise en considération et pourrait avoir affecté le taux de croissance des cellules en modifiant, par exemple, leur capacité à assimiler des ressources (Brown *et al.*, 2004). Par conséquent, l'enveloppe déterminerait une limite maximale pouvant être atteinte lorsque seulement des contraintes thermodynamiques sont appliquées, mais d'autres variables affectent vraisemblablement les taux de croissances, créant la variation observée.

En considérant l'ensemble des données, il est intéressant de comparer l'énergie d'activation obtenue pour la moyenne ainsi que celle de l'enveloppe au 99^{ème} percentile. L'énergie d'activation calculée pour la moyenne était de 0.70 eV, soit près de la valeur théorique prédite par la TME de 0.65 eV. Toutefois, celle de l'enveloppe était bien en deçà de cette valeur (0.30 eV). Ainsi, les taux de croissance près de la moyenne augmentent plus rapidement avec la température que ceux se situant près de l'enveloppe. Cela suggère que la TME ne serait pas la théorie appropriée pour définir la limite supérieure pouvant être atteinte par les taux de croissance. Pour les communautés, la moyenne des énergies d'activation obtenue se rapprochait également de la prédiction de la TME, avec 0.57 eV. Cependant, pour les bactéries individuelles, la moyenne était bien plus élevée (1.13 eV). Celle-ci aurait pu être influencée par des valeurs extrêmes, mais la valeur de la médiane reste tout de même assez élevée (1.11 eV). Il est difficile d'expliquer la vaste gamme d'énergies d'activation obtenues, particulièrement au niveau des souches bactériennes, bien que ce phénomène ait été maintes fois mentionné (Dell *et al.*, 2011; Knies et Kingsolver, 2010; Marshall et McQuaid,

2010; Irlich *et al.*, 2009). Il a été proposé qu'il puisse être lié à la latitude (Irlich *et al.*, 2009), mais cela n'a pu être confirmé par les observations de cette recherche. Des différences dans la taille, la structure, l'utilisation des ressources ou encore dans les enzymes possédées par les bactéries sont autant de pistes qui pourraient être investiguées pour expliquer ces différences. Il semble que cette variabilité intragroupe amoindrit l'intérêt d'utiliser l'énergie d'activation afin de comparer différentes espèces ou niveaux d'organisations entre eux et l'interprétation de tels résultats devrait être faite avec discernement.

L'enveloppe de l'ensemble des données atteint son apogée à 34.6°C. Cet optimum est relativement près de celui obtenu par d'autres études autour de 30°C (Bissinger *et al.*, 2008; Sand-Jensen *et al.*, 2007) et 35°C (Spoonner et Vaughn, 2008). Il reste toutefois intrigant puisque la température optimale de croissance pour certaines bactéries se situe au-delà de cette valeur. Cependant, leur taux de croissance restent inférieurs à ceux atteints par les bactéries à 34.6°C. Cette observation est en contradiction avec la TME, selon laquelle la croissance aurait dû continuer à être exponentielle. Des explications biologiques peuvent toutefois être avancées afin d'expliquer ce phénomène, comme la diminution de l'affinité avec le substrat (e.g. Sørensen *et al.*, 2015), les coûts élevés pouvant être associés à la maintenance de la cellule et/ou des adaptations à température élevée (Sand-Jensen *et al.*, 2007) ou encore des différences dans les groupes fonctionnels (Kremer *et al.*, 2017).

L'optimum moyen obtenu par les communautés distinctes est très près de celui de l'ensemble des données, soit environ 33.1°C. Quant aux souches individuelles, leur optimum s'étend de 9°C à 39.1°C pour une moyenne d'environ 28.8°C. Malgré cette diversité d'optima, aucun signe d'adaptation locale n'a été détecté que ce soit au niveau des communautés ou des bactéries qui les composent. Les communautés sont effectivement toutes composées d'une diversité de bactéries ayant des optima différents qui ne sont pas corrélés avec la latitude. Il est toutefois possible que ces bactéries aient développé d'autres types d'adaptations, comme la résistance aux changements de températures par exemple (Saarinen *et al.*, 2018) sans que cela n'ait été détecté par cette étude. Il est également possible que cette absence de corrélation soit dû au fait qu'une certaine sélection soit effectuée par la plante (Adlassnig *et al.*, 2010; Koopman *et al.*, 2010), pouvant ainsi former des communautés similaires le long du gradient. Si ce sont des espèces semblables qui sont sélectionnées le long du gradient, il se peut que celles-ci aient conservé les paramètres de leur niche ancestrale (Cruz *et al.*, 2005) qui pourraient être expliqués par leur histoire

évolutive (Grigg et Buckley, 2013). Ainsi, la plante pourrait profiter de bactéries ayant des rôles écologiques différents (Amarasekare et Savage, 2011), mais ne fonctionnant pas de façon optimale à la température rencontrée dans leur milieu. Puisque les bactéries proviennent de l’environnement, une autre explication plausible est qu’elles puissent provenir de milieux où les conditions sont différentes de celles de la plante, un endotherme par exemple. Si cette bactérie réussit à survivre à la compétition et aux nouvelles conditions environnementales grâce à sa plasticité, elle pourrait possiblement persister. Enfin, il a été observé par Bronikowski *et al.* (2001) que des bactéries résidentes de tortues ne montraient aucun signe d’adaptation au cours des saisons, malgré les changements importants de température de leur hôte. Il est donc possible que le cas des bactéries des sarracénies soit similaire. Il se pourrait également que les variations de température constantes favorisent la persistance de bactéries ayant des performances différentes.

Aucune corrélation n’a été trouvée entre les différentes caractéristiques de la TPC (minimum, maximum et largeur) et la latitude. Bien qu’aucune corrélation n’était attendue en ce qui concerne la valeur maximale de la TPC et la latitude, tel que mentionné de nombreuses fois dans la littérature (Araújo *et al.*, 2013; Overgaard *et al.*, 2011; Sunday *et al.*, 2011; Compton *et al.*, 2007; Addo-Bediako *et al.*, 2000), le contraire était attendu pour la valeur minimale ainsi que la largeur de la TPC. Une explication qui pourrait être avancée pour expliquer ces observations est le transfert latéral de gènes. Deux bactéries, de la même espèce ou d’espèces différentes (Lawrence, 2002), peuvent s’échanger des gènes via cette méthode. Ces transferts permettent d’acquérir des gènes avantageux dans certaines conditions environnementales et peuvent permettre de coloniser de nouvelles niches écologiques (Aminov, 2011). Il est donc possible que des bactéries acquièrent des gènes de résistance à des conditions qu’elles n’ont encore jamais rencontrées dans leur milieu naturel. Grâce à ce mécanisme, il serait possible que différentes bactéries le long du gradient aient acquis des outils leur permettant de bien performer à des températures auxquelles elles ne sont pas soumises habituellement. Toutefois, si ce mécanisme est présent, son rôle est possiblement marginal puisque la présence de plusieurs gènes peut être nécessaire pour permettre une adaptation adéquate à une température donnée. Néanmoins, certaines bactéries possèdent des gènes pour faire face à des conditions qui ne sont pas rencontrées dans leur milieu d’origine puisque des bactéries extrêmophiles ont déjà été retrouvées dans des environnements ne présentant pas de conditions environnementales extrêmes (Low-Décarie *et al.*, 2016).

Une dernière caractéristique de la TPC bactérienne qui a été observée est son asymétrie. Bien que celle-ci ne soit pas directement en lien avec les objectifs de recherche, il était intéressant de vérifier si elle correspondait à ce qui est fréquemment retrouvé dans la littérature, soit une asymétrie vers la gauche (Martin et Huey, 2008). Effectivement, cette asymétrie est souvent associée à la précarité des espèces ectothermes vivant dans des environnements près de leur température optimale puisque celle-ci est située très près de leur limite maximale de tolérance (Kingsolver, 2009). Ainsi, il semblait important de vérifier si cette observation s'appliquait également aux souches bactériennes échantillonnées. Celle-ci a été vérifiée pour 153 souches bactériennes ayant eu une réponse unimodale ayant un bon ajustement. Pour ce faire, la différence entre les pentes ascendante et descendante de la TPC a été calculée. Un résultat supérieur à 0.5 a été considéré comme une réponse asymétrique vers la droite, inférieur à -0.5 comme une réponse asymétrique vers la gauche et entre les deux, comme une réponse plutôt symétrique. Aucune asymétrie n'a été détectée chez 14% de ces souches. Une asymétrie vers la droite a été trouvée chez 53% d'entre elles alors qu'une asymétrie vers la gauche était présente chez 33% d'entre elles. L'asymétrie vers la gauche est habituellement fréquemment observée (Bernhardt *et al.*, 2018; Amarasekare et Savage, 2011; Deutsch *et al.*, 2008; Martin et Huey, 2008), il est donc étonnant que si peu de souches bactériennes en aient présenté une. Cependant, il s'agit possiblement d'un manque de points collectés au-dessus de l'optimum. Effectivement, la majorité des optima ayant été atteints à des températures relativement élevées, la partie droite de la courbe a souvent été extrapolée par les équations utilisées. Il se pourrait toutefois que la diminution du taux de croissance réelle après l'optimum soit plus abrupte que ce que est prédit par le modèle. Cela aurait pu conduire à une sous-estimation du nombre de courbes asymétriques vers la gauche. Les cas d'asymétrie vers la droite sont peu documentés, mais ne sont pas uniques. De telles observations ont été réalisées en 2018 et on été associées à des espèces vivant dans un environnement ayant une température supérieure à leur température optimale (Bernhardt *et al.*, 2018). Des liens ont également déjà été observés entre l'asymétrie chez les espèces et la latitude (Deutsch *et al.*, 2008). Le temps de génération des espèces pourrait aussi avoir un impact sur l'asymétrie de la réponse, celles ayant un temps de génération plus court, donc plus sensibles à la température, auraient une courbe moins asymétrique (Amarasekare et Savage, 2011). Ces relations n'ont pas été observées avec les souches bactériennes étudiées. En effet, aucune corrélation particulière n'a été observée dans les données. Cependant, le fait de retrouver des courbes très asymétriques vers la droite à latitude élevée signifie que ces organismes sont à risque, au même

titre que les ectothermes vivant près de leur optimum, de conséquences néfastes liées à l'augmentation des températures. Plus de recherche serait toutefois nécessaire afin de vérifier si cette asymétrie est réellement courante, ou simplement un biais tel que mentionné précédemment.

3.3 Retour critique sur la méthodologie

Lors d'un tel projet, la méthodologie simplifie souvent certaines variables d'un problème et peut amener certaines limites aux conclusions portées. Lors de ce projet, certains aspects de la méthode au niveau du terrain et de l'analyse en laboratoire ont été choisis afin de faciliter la réussite de l'expérience et mettre l'emphasis sur certaines variables en particulier. Il est donc important de mentionner les limites de la méthode utilisée et de relever certaines améliorations qui auraient pu être apportées au projet.

En ce qui concerne la partie terrain de l'expérience, il aurait pu être utile de mesurer la température de l'eau directement à l'intérieur des feuilles de sarracénies. Cela aurait donné une idée plus précise du gradient de température auquel est confronté le phytotelme des sarracénies. Étant donné sa petite taille et son faible volume d'eau, la température de ce microhabitat pourrait être soumise à des variations de températures différentes que celles enregistrées par les stations météorologiques. Les données obtenues auraient ainsi bénéficié d'une précision supplémentaire. Cette méthodologie resterait toutefois imparfaite puisque les conditions météorologiques récentes pourraient affecter la température de l'eau. Si un tel protocole était envisagé, il faudrait qu'il soit rigoureux quant au moment et à la façon dont sont récupérées les données.

En laboratoire, il aurait été intéressant de tester une gamme de température un peu plus large, particulièrement en ce qui concerne les températures supérieures. Étonnamment, certaines bactéries n'avaient toujours pas atteint leur température optimale et, pour la majorité des bactéries, la température maximale n'a jamais été atteinte, mais plutôt extrapolée à partir des données disponibles. Ces données auraient été complémentaires à celles déjà amassées et auraient permis de porter des conclusions plus claires quant à la tolérance maximale des bactéries provenant de différentes latitudes ainsi que sur leur asymétrie.

En ce qui a trait aux limites de la méthode, l'utilisation d'une température stable pourrait avoir affecté les résultats obtenus. Effectivement, il est souligné dans la littérature que des environnements stables, en comparaison avec des environnements soumis à des variations de températures, ne permettront pas d'arriver à des conclusions similaires. Effectivement, il a été observé que les limites inférieure et supérieure de la TPC d'insectes pouvaient être affectées par une croissance dans un environnement soumis à des fluctuations de température (Estay *et al.*, 2014). Des différences dans les performances de croissance ont en outre été observées chez des algues vertes, où les conditions instables avaient généralement pour effet de diminuer le taux de croissance (Bernhardt *et al.*, 2018). De plus, il est possible que certaines bactéries aient pu développer des mécanismes d'adaptation aux fluctuations de température, mais que ces mécanismes n'aient pas été détectés lors de la croissance à température constante (Saarinen *et al.*, 2018). Puisqu'en milieu naturel, les communautés bactériennes étudiées sont soumises à des environnements instables, il est possible que les résultats obtenus au cours de cette recherche soient quelques peu différents de la réalité en milieu naturel.

De la récolte des bactéries jusqu'à leur isolation, un certain effet d'échantillonnage a probablement contribué à éliminer certaines souches bactériennes plus extrêmes ou simplement intolérantes à certaines conditions environnementales. Par exemple, les différentes étapes de congélation ont pu exclure certaines bactéries des échantillons récoltés (Fonseca *et al.*, 2001; Gasol et Del Giorgio, 2000). Une fois en laboratoire, l'isolation des souches bactériennes a probablement sélectionné des souches qui sont capables de croître à la température choisie (20°C) et retirer des bactéries plus spécialistes incapables de se reproduire à cette température (Balestra et Misaghi, 1997). Il en est de même pour le milieu de croissance choisi. Il est possible que des bactéries du milieu naturel n'aient pas été en mesure de croître sur celui-ci, bien qu'il s'agisse d'un milieu généraliste, puisque plusieurs bactéries sont difficiles à cultiver en laboratoire (Pham et Kim, 2012; Puspita *et al.*, 2012; Stewart, 2012; Greene, 2002; Barton et Northup, 2011; Dykhuizen, 1998). L'ensemble de ces étapes peut donc avoir conduit à un échantillon plus réduit de la communauté initiale et la biaiser en fonction de bactéries plus généralistes pouvant croître à 20°C. Cependant, il est encourageant de voir que, dans les résultats obtenus, il y a tout de même une diversité de performances entre les souches bactériennes, suggérant que malgré ce biais, il a tout de même été possible de capturer une partie de la diversité présente au sein de chacune des communautés étudiées.

Enfin, la TME précise que ses calculs tiennent compte du métabolisme et de la taille. Cependant, la taille n'a pas été prise en considération dans cette étude pour des raisons pratiques. Il y a pourtant une variété de tailles chez les cellules bactériennes et il pourrait être intéressant de vérifier si celle-ci joue un rôle sur leur métabolisme.

3.4 Questions soulevées et recherches complémentaires

Les bactéries sont des organismes unicellulaires. Ainsi, il est difficile d'extrapoler les résultats obtenus à des communautés composées d'organismes pluricellulaires. Ils ouvrent toutefois la voie à d'autres recherches sur des organismes de plus en plus complexes. L'idée derrière la TME est de découvrir des principes fondamentaux liant tous les niveaux du vivant. Bien que les résultats obtenus n'offrent qu'un appui mitigé à la théorie, il serait intéressant de vérifier à quel point ces derniers peuvent se transposer à différents organismes et à différentes échelles afin d'en vérifier l'universalité.

Suite à ce projet, de nouvelles questions ont émergées quant à la compréhension du système étudié. Par exemple, il serait intrigant de tester l'ajout d'une espèce bactérienne à une communauté et vérifier si son insertion s'est soldée par un succès ou un échec en considérant les paramètres de sa TPC ou si ces paramètres peuvent être modifiés en raison de la compétition.

D'autre part, un projet de recherche qui fait suite aux résultats obtenus a été entamé. Ce projet consiste à déterminer si, après une période d'évolution, il est possible de déplacer l'optimum de la TPC le long de la limite qui enveloppe l'ensemble des taux de croissance. Les résultats qui seront obtenus permettront de mieux comprendre comment la température affecte la performance des espèces ainsi que les limitations biologiques auxquelles font face les espèces lorsqu'elles s'adaptent à de nouveaux environnements.

3.5 Conclusion générale

Le projet ici présenté mérite qu'on y prête attention pour plusieurs raisons. D'abord, les données ont été récoltées sur plus de 3000 km en Amérique du Nord. Ce genre d'étude est d'un grand intérêt pour comprendre les mécanismes à large échelle derrière la composition des communautés, au regard de la niche écologique et du métabolisme. Ce type d'étude

macroécologique prend en importance avec les changements climatiques et les bouleversements qu'ils apportent aux écosystèmes (Gaston *et al.*, 2009). Ensuite, malgré l'amélioration des techniques utilisées et les avancées dans la recherche au cours des dernières années, les communautés bactériennes demeurent peu comprises et ont encore beaucoup à nous révéler (Whitman *et al.*, 2005), notamment celles qui habitent au sein des feuilles de sarracénies pourpres (Adlassnig *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2008; Whitman *et al.*, 2005). La recherche qui a été effectuée a donc permis d'acquérir de précieuses connaissances sur celles-ci. Mentionnons également qu'une théorie aussi générale que la TME se doit d'être applicable autant aux macroorganismes qu'aux microorganismes, qui constituaient ainsi un système d'étude idéal pour tester la généralité de cette théorie (Peterson *et al.*, 2008; Prosser *et al.*, 2007). Enfin, la TME est une théorie au potentiel intéressant qui pourrait avoir des impacts bénéfiques quant à la compréhension, la prédiction et la gestion des écosystèmes. Les théories telles que la TME sont des outils indispensables pour faciliter la compréhension de phénomènes et la prise de décisions dans la gestion des écosystèmes (Prosser *et al.*, 2007). Bien qu'elle soit de plus en plus étudiée, ses prédictions sur les communautés, à ma connaissance, n'ont été que peu testées. Dans l'optique de pouvoir anticiper les bouleversements que les changements climatiques pourraient entraîner sur les communautés dans un objectif de conservation, mais également de préservation des services écologiques fournis par les différents écosystèmes, il est important de s'intéresser à de telles théories et de tenter d'en déterminer la portée.

ANNEXES

ANNEXE A

La croissance des bactéries a été suivie par DO 600 nm afin d'en avoir une meilleure vision globale. Il était ainsi possible de s'assurer que les données récoltées pour la cytométrie l'avaient bien été durant la phase exponentielle de la croissance. La Figure 7 donne un exemple de ce suivi pour 9 bactéries et 9 températures différentes.

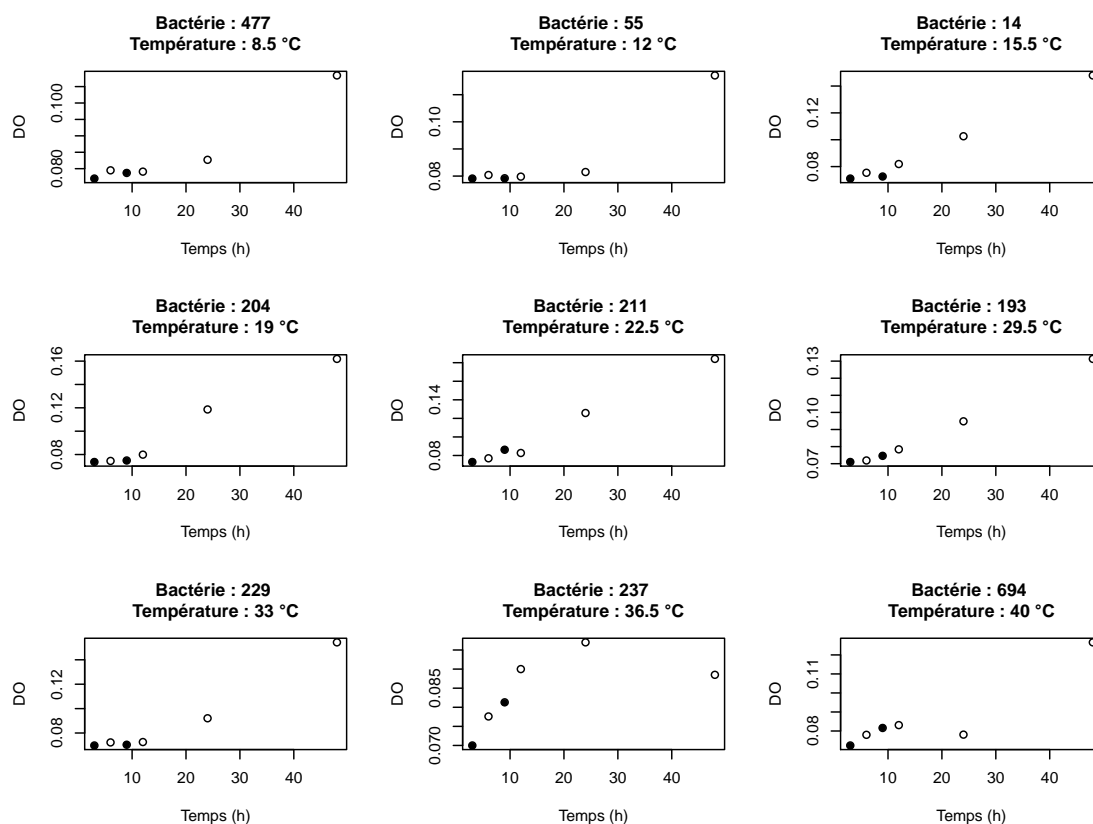


Figure 7 – Suivi de la croissance des souches bactériennes par densité optique 600 nm (DO) sur une période de 48 h.

Les points pleins correspondent aux temps où les données en cytométrie ont été récoltées.

ANNEXE B

Tests préliminaires ayant été conduits afin de perfectionner la méthode utilisée.

Choix du milieu de croissance

Six sites ayant été choisis au hasard ont été étalés sur trois géloses différentes afin de déterminer celle permettant la croissance d'une plus grande variété de morphotypes. Trois géloses fréquemment utilisées ont été testées, soit la gélose nutritive (NA), la gélose tryptone soja (TSA) et la gélose sang (Blood). Les résultats sont illustrés dans le Tableau 3. Il est important de noter qu'une gélose faite à base d'eau provenant de sarracénies pourpres a aussi été testée, mais aucune croissance n'a eu lieu sur celle-ci. Les résultats étant similaires entre les méthodes, la gélose NA a donc été sélectionnée en raison de son coût moindre.

Table 3 – Nombre d'unités formant des colonies (UFC) en fonction du type de milieu utilisé à trois températures distinctes.

Milieu	Température°C			Total
	10	20	30	
NA	13	19	14	46
Sang	18	16	21	55
TSA	12	13	19	44
Total	43	48	54	145

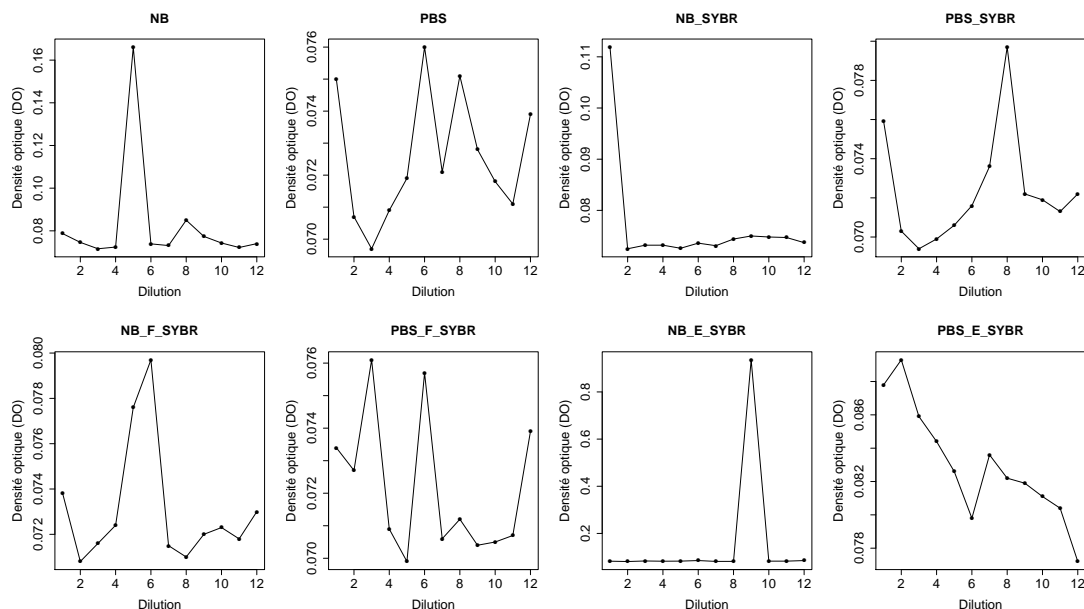
Nombre d'unités formant des colonies (UFC) en fonction du type de milieu utilisé (agar nutritif (NA), gélose sang (Blood) et gélose tryptone soja (TSA)) à trois températures distinctes.

Choix de la méthode

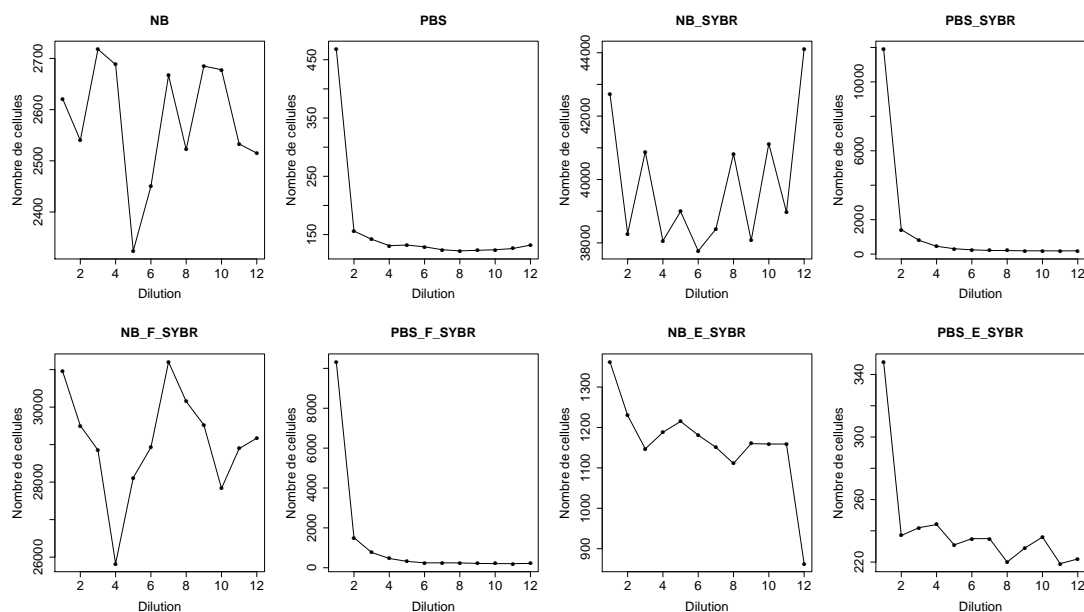
Des tests ont été effectués afin de choisir la meilleure méthode entre la cytométrie ou la spectrophotométrie. Celles-ci ont donc été comparées. La première comparaison a été effectuée à l'aide de dilutions dans du NA, avec ou sans fluorescence et avec ou sans formaldéhyde, un agent permettant de tuer et conserver les bactéries en attendant de les mesurer. Les résultats de ce test sont présentés dans les Figures 8a (spectrophotométrie) et 8b (cytométrie). On remarque d'abord dans la figure 8a que la densité optique est très variable et qu'elle atteint vite un seuil minimal lorsque la densité bactérienne diminue et ce, peu importe le mélange de solutions utilisé. Dans le cas de la figure 8b, la sensibilité du cytomètre semble nettement supérieure à celle du spectrophotomètre, notamment aux

faibles densités. On note également une meilleure qualité de lecture dans le PBS (en comparaison avec le NB et l'éthanol) et avec le SYBR Green I (en comparaison avec l'absence de SYBR Green I).

Un test supplémentaire a été effectué avec plus de souches bactériennes afin de vérifier la sensibilité des deux méthodes. Ce test a montré que la cytométrie était beaucoup plus sensible aux faibles densités bactériennes, et ainsi bien plus précise (Figure 9). La densité optique augmente donc plus rapidement que le décompte avec l'augmentation de la population bactérienne.



(a) Lecture de la densité optique par spectrophotométrie.



(b) Mesure de la densité bactérienne par décompte au cytomètre.

Figure 8 – Population bactérienne ayant grandi dans du NB et diluée dans différentes solutions. Population bactérienne ayant grandi dans du NB et diluée dans du (de gauche à droite et de haut en bas) NB ; PBS ; NB et SYBR Green I ; PBS et SYBR Green I ; NB, formaldéhyde et SYBR Green I ; PBS, formaldéhyde et SYBR Green I ; NB, éthanol et SYBR Green I ; PBS éthanol et SYBR Green I.

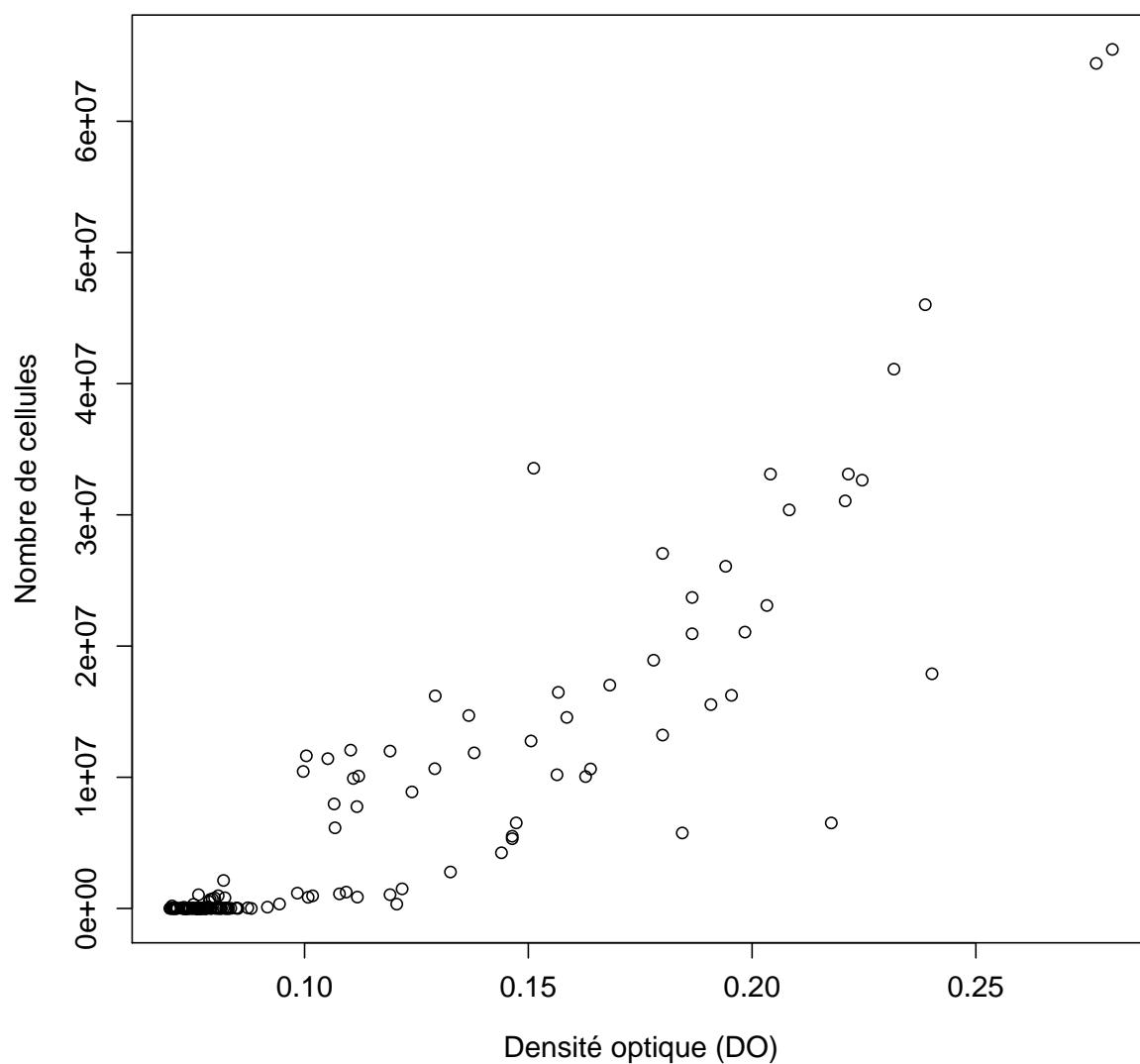


Figure 9 – Comparaison entre l’augmentation de la DO et du décompte bactérien par cytométrie.

La relation entre ces deux mesures n’est pas linéaire. Le décompte par cytométrie semble plus précis à faible densité. La DO augmente de plus en plus lentement avec l’augmentation de la densité bactérienne.

Test avec courbe d'étalonnage

Les mesures par fluorescence ont été éprouvées pour voir si les décomptes semblaient réalistes. Pour ce faire, six bactéries ont été cultivées pendant 48h, jusqu'à l'atteinte d'une forte densité. Puis, des dilutions ont été effectuées (deux dilutions 1 :10 suivies par 9 dilutions 1 :2). Du SYBR Green I a été ajouté à ces dilutions dans une concentration finale 1X. Afin de tester la qualité des différentes lectures, les décomptes obtenus ont été comparés de différentes façons (voir Figure 10). À partir du premier décompte, la quantité de cellules théoriques à obtenir pour les dilutions suivantes a été calculée (ligne rouge). Une mesure théorique des cellules à obtenir a aussi été calculée à partir du résultat réel précédent, afin de prévenir une augmentation de l'erreur entre les dilutions (ligne verte). Ces deux mesures ont été comparées à la mesure réelle obtenue (ligne bleu). Les résultats obtenus étaient assez convaincants quant à la qualité de la lecture du cytomètre puisque les résultats réels étaient très proches des valeurs théoriques.

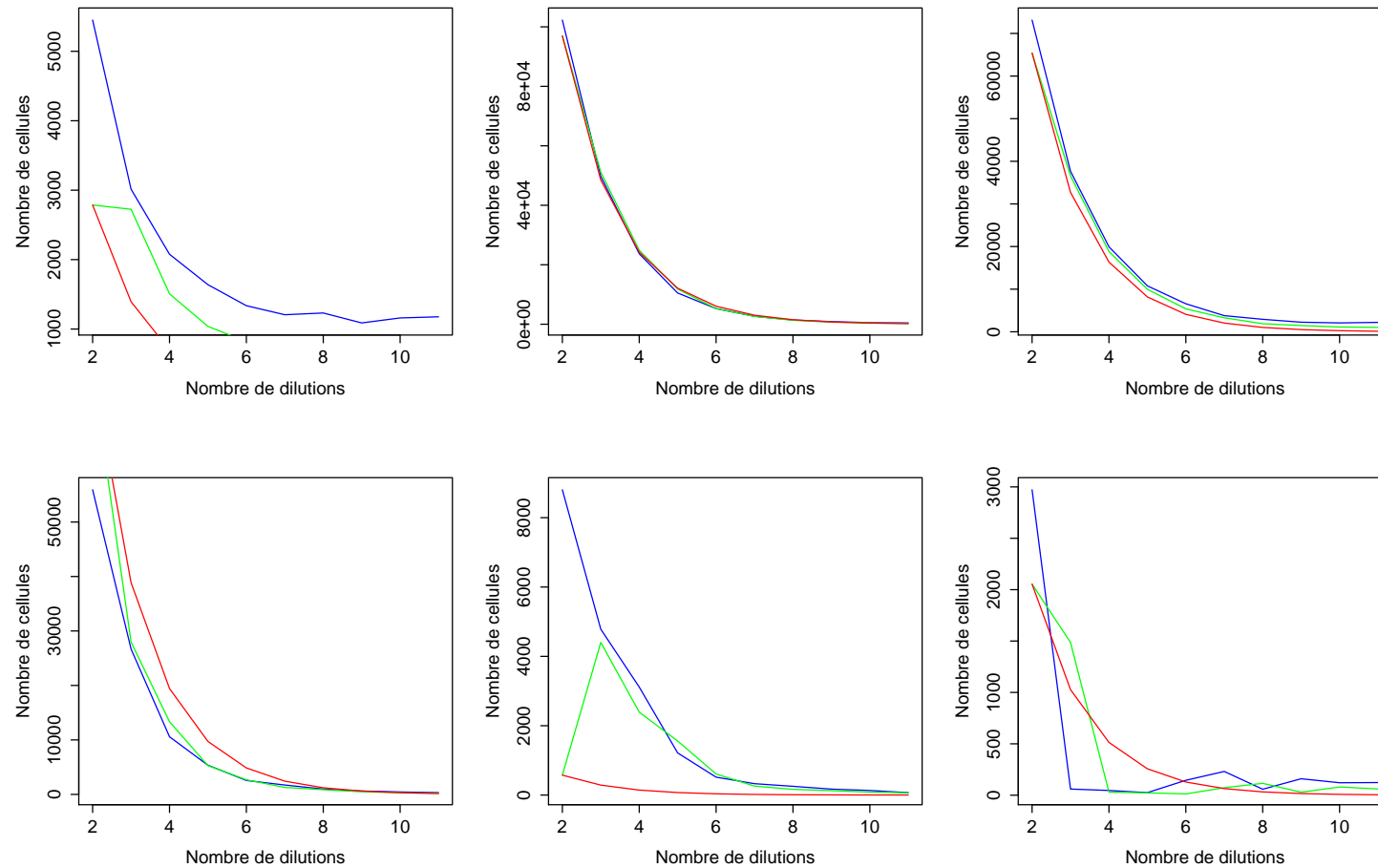


Figure 10 – Comparaison des valeurs théoriques et réelles obtenues lors d'un décompte de cellules par cytométrie.
 Ligne rouge : Nombre théoriques de cellules pour chaque dilution lorsque celui-ci est calculé à partir du premier décompte. Ligne verte : Nombre théorique de cellules pour chaque dilution lorsque celui-ci est calculé à partir de la valeur réelle obtenue de la dilution précédente. Ligne bleue : Valeur réelle obtenue.

Test de répétabilité

La répétabilité de l'expérience a été évaluée avec 60 bactéries dont le taux de croissance à trois températures a été calculé à trois reprises selon le protocole établi. Les résultats de ce test ont permis d'observer qu'il y avait une certaine variabilité dans les taux de croissances obtenus à chaque répétition. Ainsi, bien que certaines bactéries aient eu de grosses variations dans leur taux de croissance (voir Figure 11, panneaux supérieurs), d'autres en avaient très peu (voir Figure 11, panneaux inférieurs). Il est probable que ces variations soient dues à la lecture en cytométrie, par exemple si les bactéries n'étaient pas distribuées de façon homogènes ou que la fluorescence n'ait pas été complètement absorbée par les cellules. Cependant, dans la majorité des cas, les variations observées étaient relativement faibles. Ainsi, cette méthode a été conservée pour la suite de l'expérience après s'être assuré de l'avoir perfectionnée au maximum. Toutefois, il faudra garder en tête que les taux de croissance obtenus peuvent avoir été soumis à une certaine variation et donc, les résultats devront être interprétés judicieusement.

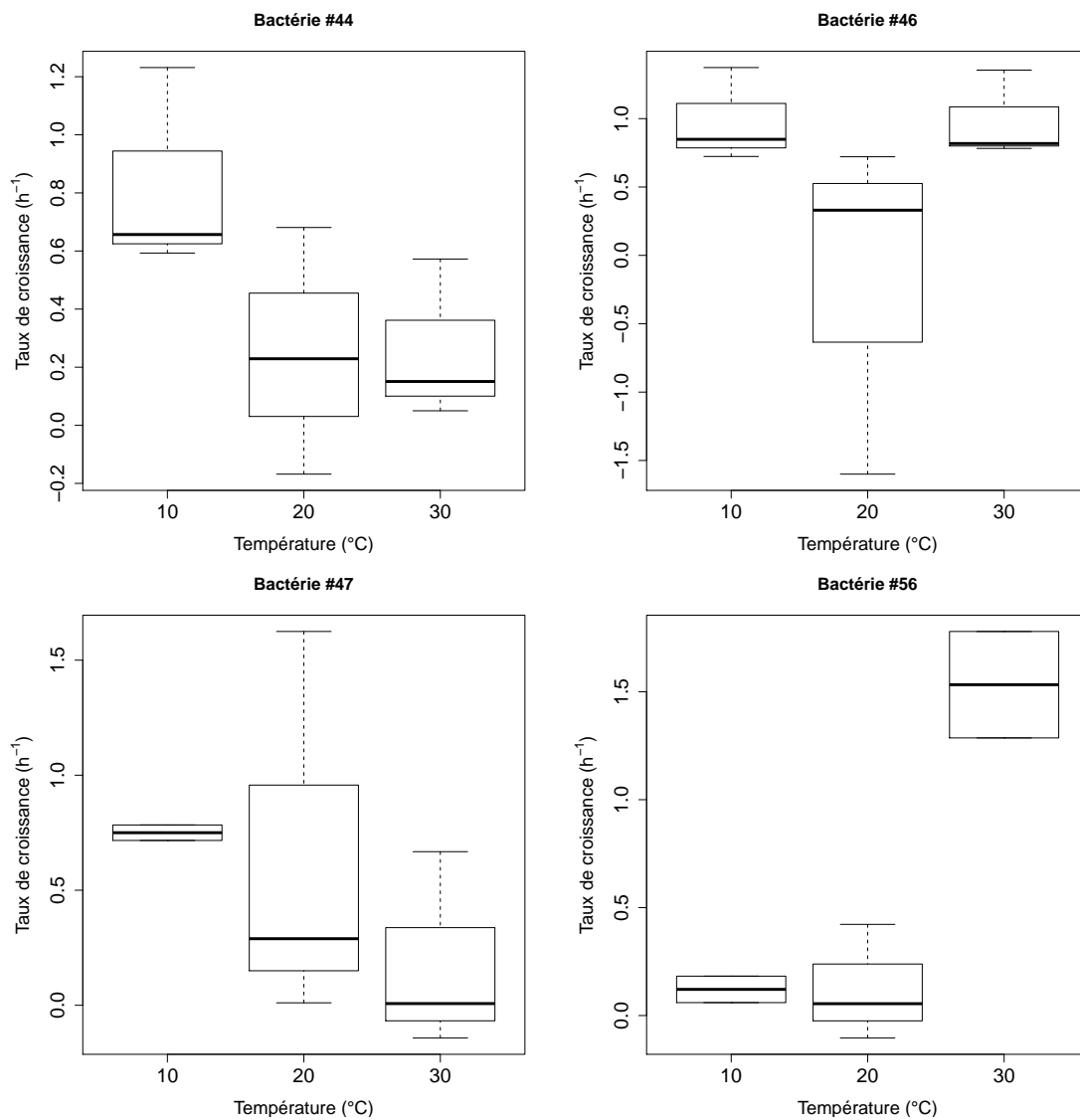


Figure 11 – Variation dans les taux de croissance de quatre bactéries ayant été soumises à trois températures différentes.

Prendre note des différentes échelles des ordonnées.

ANNEXE C

Lors de l'isolation des souches bactériennes, plusieurs renseignements ont été collectés sur leur morphotype afin de pouvoir les identifier. Le Tableau 4 montre un exemple de feuille de cette collecte de données.

Table 4 – Exemple d’une feuille de collecte de données sur les morphotypes bactériens.

ID bact	ID site	Plaque-Puit	Feuille	Couleur	Taille moy (mm)	Forme	Élévation	Bordure	Opacité	Odeur	Consistance
1	Cra	1-H12	1	beige	3,0	circulaire	plane	reguliere	translucide	oeufs pourris	V
2	Cra	1-H11	1	beige	3,0	circulaire	plane	reguliere	opaque	decomposition	C
3	Cra	1-H10	5	blanchatre	1,0	circulaire	convexe	reguliere	translucide	agar	C
4	Cra	1-H09	5	jaunatre	2,0	circulaire	convexe	reguliere	opaque	agar sucre	C
5	Cra	1-H08	5	beige	3,5	circulaire	convexe	reguliere	opaque	decomposition	C
6	Cra	1-H07	10	blanchatre	7,0	circulaire	bombee	reguliere	opaque	decomposition	C
7	Cra	1-H06	10	blanchatre	4,0	circulaire	bombee	reguliere	opaque	decomposition	C
8	Cra	1-H05	15	jaunatre	2,0	circulaire	convexe	reguliere	opaque	agar sucre	V
9	Cra	1-H04	15	beige	2,0	circulaire	convexe	reguliere	opaque	oeufs pourris	C
10	Cra	1-H03	20	beige	3,5	circulaire	plane	reguliere	opaque	oeufs pourris	C
11	Cra	1-H02	20	beige	1,5	circulaire	convexe	reguliere	translucide	sac poubelle	C
12	Cra	1-H01	24	beige	1,5	circulaire	convexe	reguliere	translucide	sac poubelle	C
13	Cra	1-A1	24	blanchatre	3,0	circulaire	plane	reguliere	opaque	decomposition	C
14	Cro	1-A2	2	blanchatre	3,0	circulaire	convexe	reguliere	opaque	chips epicees	C
15	Cro	1-A3	2	blanche	0,5	circulaire	plane	reguliere	opaque	agar	C
16	Cro	1-A4	7	orange	1,0	circulaire	bombee	reguliere	opaque	soufre	C
17	Cro	1-A5	9	blanchatre	0,5	circulaire	plane	reguliere	translucide	agar	S
18	Cro	1-A7	12	blanchatre	0,5	circulaire	bombee	reguliere	opaque	aigre et frais	C
19	Tat	1-A8	13	blanchatre	1,0	circulaire	bombee	reguliere	translucide	agar sucre	C
20	Spg	1-A9	1	beige	1,5	circulaire	bombee	reguliere	translucide	vinaigre balsamique	C

ID bact correspond à l’identifiant de la bactérie ; ID site au site de collecte ; Plaque-Puit à son emplacement spatial sur une plaque 96 puits ; Feuille à la distance sur le transect où la feuille a été récoltée ; Couleur à la couleur de l’UFC ; Taille moy (mm) à la taille moyenne en mm des colonies mesurées avec une règle ; Forme, Élévation, Bordure et Opacité aux caractéristiques de l’UFC ; Odeur à l’odeur provenant de la plaque de pétri et ; Consistance à la consistance de l’UFC lorsque touchée avec un fil à boucle (Visqueux, Consistent ou Sec).

ANNEXE D

Lors du terrain de cette étude, plus d'une trentaine de sites ont été visités et échantillonnés selon les besoins de plusieurs projets. Cependant, les données utilisées pour ce projet proviennent de vingt sites, illustrés ci-dessous (Figure 12)

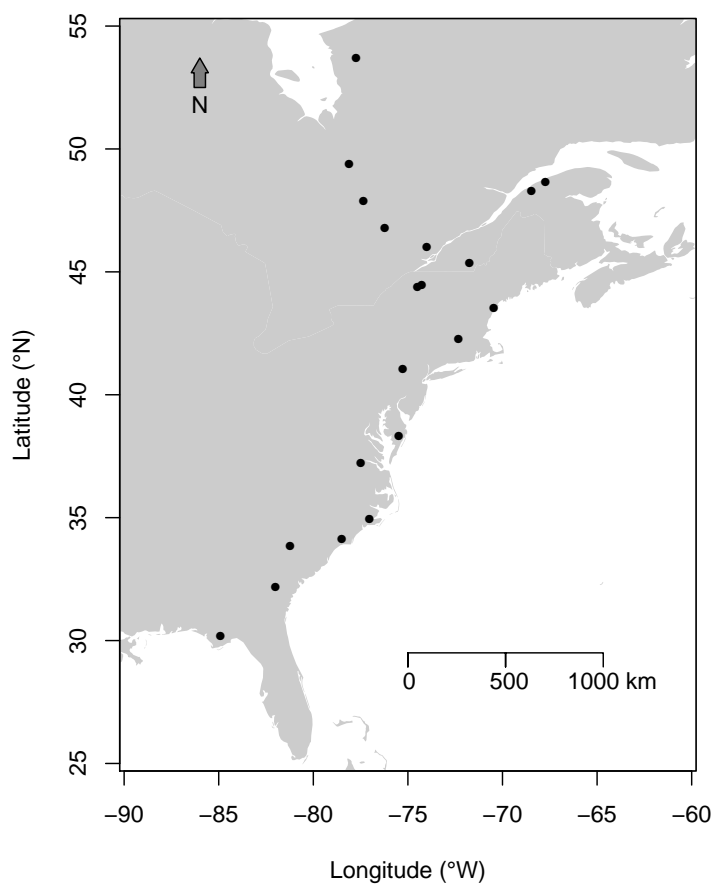


Figure 12 – Localisation géographique des sites d'échantillonnage.

ANNEXE E

Selon l'hypothèse de départ du projet, le sommet de la TPC des souches bactériennes aurait dû atteindre l'enveloppe exponentielle prédite. Cependant, bien que se maintenant sous cette enveloppe, plusieurs ne l'ont pas atteint. La Figure 13 a donc été ajoutée afin de visualiser la grande variabilité dans les taux de croissances atteints à ces sommets.

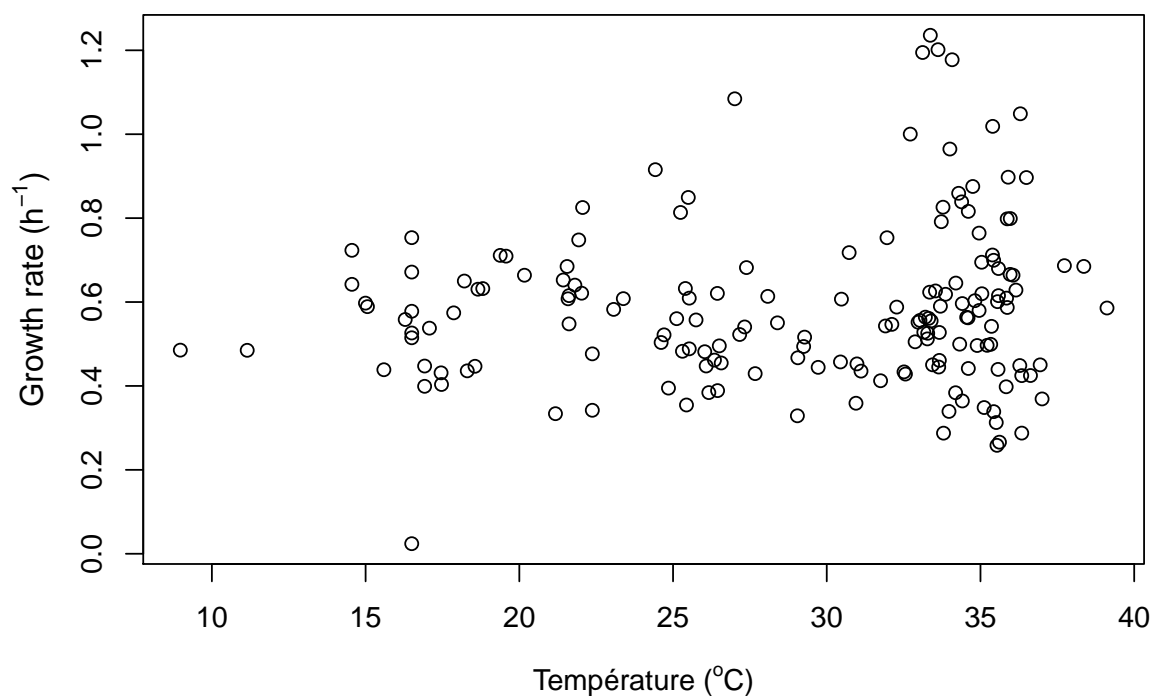


Figure 13 – Température à laquelle le taux de croissance calculé était le plus élevé pour les 168 des 174 bactéries où il a pu être extrait de l'équation 4
Correspond au sommet de la TPC. Voir Chapitre 2, Tableau 1, pour visualiser les équations.

ANNEXE F

Beaucoup de variation était présente dans la TPC des bactéries provenant d'une même communauté. La figure ci-dessous (Figure 14) vise à illustrer un exemple de cette variation pour une communauté. La limite au 99^{ème} percentile pour l'ensemble des données, représentant l'enveloppe, a été ajoutée afin de mieux visualiser où ces courbes bactériennes se situent par rapport à l'ensemble des données.

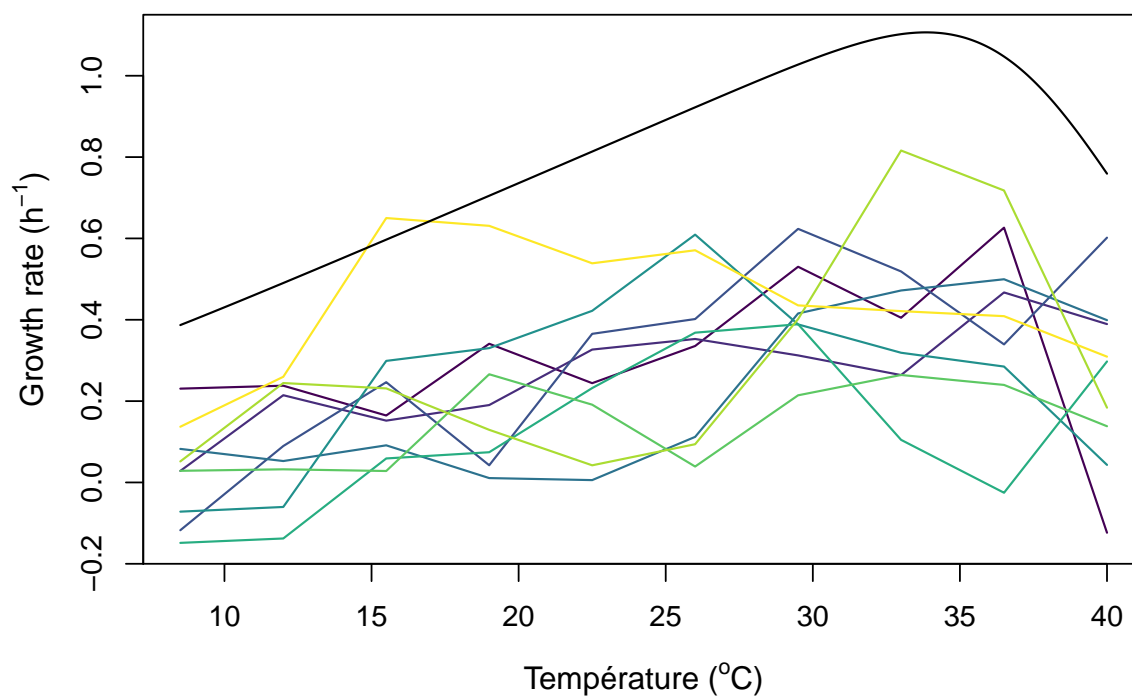


Figure 14 – Taux de croissance mesuré pour toutes les bactéries appartenant à un même site aux 10 température testées.
Exemple pour un seul site.

BIBLIOGRAPHIE

- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3):S165–S184.
- Addo-Bediako, A., Chown, S. L. et Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 267(1445):739–745.
- Adlassnig, W., Peroutka, M. et Lendl, T. (2010). Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat : composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities. *Annals of Botany*, 107(2):181–194.
- Alford, L., Blackburn, T. M. et Bale, J. S. (2012). Effect of latitude and acclimation on the lethal temperatures of the peach-potato aphid *Myzus persicae*. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1):69–79.
- Algar, A. C., Kerr, J. T. et Currie, D. J. (2007). A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2):170–178.
- Allen, A. P., Brown, J. H. et Gillooly, J. F. (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297(5586):1545–1548.
- Allen, A. P. et Gillooly, J. F. (2009). Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters*, 12(5):369–384.
- Amarasekare, P. et Savage, V. (2011). A framework for elucidating the temperature dependence of fitness. *The American Naturalist*, 179(2):178–191.
- Aminov, R. I. (2011). Horizontal gene exchange in environmental microbiota. *Frontiers in microbiology*, 2:158.
- Angiletta, M. (2009). Thermal adaptation : a theoretical and empirical analysis.
- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F. et Chown, S. L. (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology letters*, 16(9):1206–1219.

- Ashton, K. G. (2002). Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology*, 80(4):708–716.
- Atlas, R. M., Bartha, R. *et al.* (1981). *Microbial ecology : fundamentals and applications*. Addison-Wesley Publishing Company.
- Austin, M. et Smith, T. (1990). A new model for the continuum concept. *In Progress in theoretical vegetation science*, pages 35–47. Springer.
- Austin, M. P. (1985). Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual review of ecology and systematics*, 16(1):39–61.
- Baiser, B., Gotelli, N. J., Buckley, H. L., Miller, T. E. et Ellison, A. M. (2012). Geographic variation in network structure of a nearctic aquatic food web. *Global Ecology and Biogeography*, 21(5):579–591.
- Balestra, G. et Misaghi, I. (1997). Increasing the efficiency of the plate counting method for estimating bacterial diversity. *Journal of Microbiological Methods*, 30(2):111–117.
- Barton, L. L. et Northup, D. E. (2011). Microbial ecology : beginnings and the road forward. *Microbial Ecology*, pages 1–28.
- Berggren, M., Laudon, H., Jonsson, A. et Jansson, M. (2010). Nutrient constraints on metabolism affect the temperature regulation of aquatic bacterial growth efficiency. *Microbial ecology*, 60(4):894–902.
- Bernhardt, J. R., Sunday, J. M. et O'Connor, M. I. (2018). Metabolic theory and the temperature-size rule explain the temperature dependence of population carrying capacity. *The American naturalist*, 192(6):687–697.
- Bissinger, J. E., Montagnes, D. J., harples, J. et Atkinson, D. (2008). Predicting marine phytoplankton maximum growth rates from temperature : Improving on the Eppley curve using quantile regression. *Limnology and Oceanography*, 53(2):487–493.
- Bradshaw, W. E. et Creelman, R. A. (1984). Mutualism between the carnivorous purple pitcher plant and its inhabitants. *American Midland Naturalist*, pages 294–304.

- Bronikowski, A. M., Bennett, A. F. et Lenski, R. E. (2001). Evolutionary adaptation to temperature. VIII. effects of temperature on growth rate in natural isolates of *Escherichia coli* and *Salmonella enterica* from different thermal environments. *Evolution*, 55(1):33–40.
- Brown, J. H., Allen, A. P., Gillooly, J. F. *et al.* (2007). The metabolic theory of ecology and the role of body size in marine and freshwater ecosystems. Body size : the structure and function of aquatic ecosystems. *Cambridge University Press, Cambridge*, pages 1–15.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. et West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7):1771–1789.
- Buckley, H., Burns, J. H., Kneitel, J. M., Walters, E. L., Munguia, P. et Miller, E. (2004). Small-scale patterns in community structure of *Sarracenia purpurea* inquilines. *Community Ecology*, 5(2):181–188.
- Buckley, H. L., Miller, T. E., Ellison, A. M. et Gotelli, N. J. (2003). Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. *Ecology letters*, 6(9):825–829.
- Buitenhuis, E. T., Pangerc, T., Franklin, D. J., Le Quéré, C. et Malin, G. (2008). Growth rates of six coccolithophorid strains as a function of temperature. *Limnology and Oceanography*, 53(3):1181–1185.
- Calosi, P., Bilton, D. T. et Spicer, J. I. (2008). Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology letters*, 4(1):99–102.
- Castenholz, R. (1973). Ecology of blue-green algae in hot springs. *Botanical monographs*.
- Chablain, P., Philippe, G., Groboillot, A., Truffaut, N. et Guespin-Michel, J. (1997). Isolation of a soil psychrotrophic toluene-degrading pseudomonas strain : influence of temperature on the growth characteristics on different substrates. *Research in microbiology*, 148(2):153–161.
- Chown, S. L. et Terblanche, J. S. (2006). Physiological diversity in insects : ecological and evolutionary contexts. *Advances in insect physiology*, 33:50–152.
- Christaki, U., Courties, C., Massana, R., Catala, P., Lebaron, P., Gasol, J. M. et Zubkov, M. V. (2011). Optimized routine flow cytometric enumeration of heterotrophic flagellates using SYBR Green I. *Limnology and Oceanography : Methods*, 9(8):329–339.

- Clarke, A. (2006). Temperature and the metabolic theory of ecology. *Functional Ecology*, 20(2):405–412.
- Clarke, A. et Fraser, K. (2004). Why does metabolism scale with temperature ? *Functional Ecology*, 18(2):243–251.
- Colwell, R. K. et Fuentes, E. R. (1975). Experimental studies of the niche. *Annual Review of Ecology and systematics*, 6(1):281–310.
- Compton, T. J., Rijkenberg, M. J., Drent, J. et Piersma, T. (2007). Thermal tolerance ranges and climate variability : a comparison between bivalves from differing climates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352(1):200–211.
- Cossins, A. (2012). *Temperature biology of animals*. Springer Science & Business Media.
- Cruz, F., Fitzgerald, L., Espinoza, R. et Schulte Ii, J. (2005). The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann’s and Rapoport’s rules : lessons from a clade of South American lizards. *Journal of evolutionary biology*, 18(6):1559–1574.
- Da Silva Cassemiro, F. A., De Souza Barreto, B., Rangel, T. F. L. et Diniz-Filho, J. A. F. (2007). Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6):820–822.
- Dell, A. I., Pawar, S. et Savage, V. M. (2011). Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(26):10591–10596.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. et Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18):6668–6672.
- Diaz, S. et Cabido, M. (2001). Vive la difference : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11):646–655.
- Dirzo, R. et Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1):137–167.
- Duncan, R. P., Forsyth, D. M. et Hone, J. (2007). Testing the metabolic theory of ecology : allometric scaling exponents in mammals. *Ecology*, 88(2):324–333.

- Dykhuizen, D. E. (1998). Santa Rosalia revisited : why are there so many species of bacteria? *Antonie van Leeuwenhoek*, 73(1):25–33.
- Ellison, A. M., Gotelli, N. J., Brewer, J. S., Cochran-Stafira, D. L., Kneitel, J. M., Miller, T. E., Worley, A. C. et Zamora, R. (2003). The evolutionary ecology of carnivorous plants. *Advances in ecological research*, 33:1–74.
- Estay, S. A., Lima, M. et Bozinovic, F. (2014). The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos*, 123(2):131–140.
- Finstad, A. G., Helland, I. P., Ugedal, O., Hesthagen, T. et Hessen, D. O. (2014). Unimodal response of fish yield to dissolved organic carbon. *Ecology Letters*, 17(1):36–43.
- Fish, D. et Hall, D. W. (1978). Succession and stratification of aquatic insects inhabiting the leaves of the insectivorous pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *American Midland Naturalist*, pages 172–183.
- Fonseca, F., Béal, C. et Corrieu, G. (2001). Operating conditions that affect the resistance of lactic acid bacteria to freezing and frozen storage. *Cryobiology*, 43(3):189–198.
- Foter, M. J. et Rahn, O. (1936). Growth and fermentation of bacteria near their minimum temperature. *Journal of bacteriology*, 32(5):485.
- Fuhrman, J. A., Steele, J. A., Hewson, I., Schwalbach, M. S., Brown, M. V., Green, J. L. et Brown, J. H. (2008). A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(22):7774–7778.
- Gasol, J. M. et Del Giorgio, P. A. (2000). Using flow cytometry for counting natural planktonic bacteria and understanding the structure of planktonic bacterial communities. *Scientia Marina*, 64(2):197–224.
- Gaston, K. J., Chown, S. L., Calosi, P., Bernardo, J., Bilton, D. T., Clarke, A., Clusella-Trullas, S., Ghalambor, C. K., Konarzewski, M., Peck, L. S. et al. (2009). Macrophysiology : a conceptual reunification. *The American Naturalist*, 174:595–612.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra’s mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036):16–17.

- Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J. et Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1):5–17.
- Gilbert, O., Reynoldson, T. et Hobart, J. (1952). Gause's hypothesis : an examination. *Journal of Animal Ecology*, 21(2):310–312.
- Gillooly, J., Allen, A., Savage, V., Charnov, E., West, G. et Brown, J. (2006). Response to Clarke and Fraser : effects of temperature on metabolic rate. *Functional Ecology*, 20(2):400–404.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. et Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293(5538):2248–2251.
- Giorgio, P. A. d., Bird, D. F., Prairie, Y. T. et Planas, D. (1996). Flow cytometric determination of bacterial abundance in lake plankton with the green nucleic acid stain SYTO 13. *Limnology and Oceanography*, 41(4):783–789.
- Glazier, D. S. (2012). Temperature affects food-chain length and macroinvertebrate species richness in spring ecosystems. *Freshwater Science*, 31(2):575–585.
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R. D. et Gravel, D. (2017). Integrating biogeography with contemporary niche theory. *Trends in ecology & evolution*, 32(7):488–499.
- Gray, S. M., Akob, D. M., Green, S. J. et Kostka, J. E. (2012). The bacterial composition within the *Sarracenia purpurea* model system : local scale differences and the relationship with the other members of the food web. *PloS one*, 7(12):e50969.
- Gray, S. M., Miller, T. E., Mouquet, N. et Daufresne, T. (2006). Nutrient limitation in detritus-based microcosms in *Sarracenia purpurea*. *Hydrobiologia*, 573(1):173–181.
- Gray, S. M., Poisot, T., Harvey, E., Mouquet, N., Miller, T. E. et Gravel, D. (2016). Temperature and trophic structure are driving microbial productivity along a biogeographical gradient. *Ecography*, 39(10):981–989.
- Greene, K. (2002). New method for culturing bacteria.
- Grigg, J. W. et Buckley, L. B. (2013). Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology letters*, 9(2):20121056.

- Hammes, F. A. et Egli, T. (2005). New method for assimilable organic carbon determination using flow-cytometric enumeration and a natural microbial consortium as inoculum. *Environmental Science & Technology*, 39(9):3289–3294.
- Harvey, E. et Miller, T. (1996). Variance in composition of inquiline communities in leaves of *Sarracenia purpurea* L. on multiple spatial scales. *Oecologia*, 108(3):562–566.
- Hawkins, B. A., Albuquerque, F. S., Araujo, M. B., Beck, J., Bini, L. M., Cabrero-Sanudo, F. J., Castro-Parga, I., Diniz-Filho, J. A. F., Ferrer-Castan, D., Field, R. *et al.* (2007). A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, 88(8):1877–1888.
- Heard, S. B. (1994). Pitcher-plant midges and mosquitoes : A processing chain commensalism. *Ecology*, 75(6):1647–1660.
- Hoekman, D. (2007). Top-down and bottom-up regulation in a detritus-based aquatic food web : a repeated field experiment using the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *The American midland naturalist*, 157(1):52–62.
- Hoekman, D. (2011). Relative importance of top-down and bottom-up forces in food webs of *Sarracenia* pitcher communities at a northern and a southern site. *Oecologia*, 165(4):1073–1082.
- Hoffmann, A. A., Anderson, A. et Hallas, R. (2002). Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecology Letters*, 5(5):614–618.
- Hoffmann, A. A., Chown, S. L. et Clusella-Trullas, S. (2013). Upper thermal limits in terrestrial ectotherms : how constrained are they ? *Functional Ecology*, 27(4):934–949.
- Hoffmann, A. A., Dagher, H., Hercus, M. et Berrigan, D. (1997). Comparing different measures of heat resistance in selected lines of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 43(4):393–405.
- Holding, J., Duarte Quesada, C. M., Arrieta, J. M., Vaquer-Sunyer, R., Coello-Camba, A., Wassmann, P. et Agusti, S. (2013). Experimentally determined temperature thresholds for Arctic plankton community metabolism. *Biogeosciences*, 2013, vol. 10, p. 357-370.
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century : ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2):19659–19665.

- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L. et O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401):105–108.
- Hooper, D. U., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S. *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1):3–35.
- Hulbert, A. et Else, P. L. (2000). Mechanisms underlying the cost of living in animals. *Annual review of physiology*, 62(1):207–235.
- Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks*, 22:415–427.
- Ingraham, J. (1958). Growth of psychrophilic bacteria. *Journal of bacteriology*, 76(1):75.
- Ingraham, J. L., Maaløe, O. et Neidhardt, F. C. (1983). *Growth of the bacterial cell*. Sinauer Associates.
- Irlich, U. M., Terblanche, J. S., Blackburn, T. M. et Chown, S. L. (2009). Insect rate-temperature relationships : environmental variation and the metabolic theory of ecology. *The American Naturalist*, 174(6):819–835.
- Jablonski, D., Roy, K. et Valentine, J. W. (2006). Out of the tropics : evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314(5796):102–106.
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919):233–249.
- Jones, S. J., Mieszkowska, N. et Wetthey, D. S. (2009). Linking thermal tolerances and biogeography : *Mytilus edulis* (L.) at its southern limit on the east coast of the United States. *The Biological Bulletin*, 217(1):73–85.
- Jousset, A., Eisenhauer, N., Merker, M., Mouquet, N. et Scheu, S. (2016). High functional diversity stimulates diversification in experimental microbial communities. *Science advances*, 2(6):e1600124.
- Judd, K. E., Crump, B. C. et Kling, G. W. (2006). Variation in dissolved organic matter controls bacterial production and community composition. *Ecology*, 87(8):2068–2079.

- Juniper, B. E., Robins, R. J. et Joel, D. M. (1989). *The carnivorous plants*. London, etc. : Academic Press.
- Kamiya, E., Izumiyama, S., Nishimura, M., Mitchell, J. G. et Kogure, K. (2007). Effects of fixation and storage on flow cytometric analysis of marine bacteria. *Journal of Oceanography*, 63(1):101–112.
- Kingsolver, J. G. (2009). The well-temperated biologist : (American Society of Naturalists Presidential Address). *The American Naturalist*, 174(6):755–768.
- Kleiber, M. (1932). Body size and metabolism. *ENE*, 1(9).
- Kneitel, J. M. et Miller, T. E. (2003). Dispersal rates affect species composition in meta-communities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *The American Naturalist*, 162(2):165–171.
- Knies, J. L. et Kingsolver, J. G. (2010). Erroneous Arrhenius : modified Arrhenius model best explains the temperature dependence of ectotherm fitness. *The American Naturalist*, 176(2):227–233.
- Knoblauch, C. et Jørgensen, B. B. (1999). Effect of temperature on sulphate reduction, growth rate and growth yield in five psychrophilic sulphate-reducing bacteria from Arctic sediments. *Environmental Microbiology*, 1(5):457–467.
- Koopman, M. M., Fuselier, D. M., Hird, S. et Carstens, B. C. (2010). The carnivorous pale pitcher plant harbors diverse, distinct, and time-dependent bacterial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(6):1851–1860.
- Kordas, R. L., Harley, C. D. et O’Connor, M. I. (2011). Community ecology in a warming world : the influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1):218–226.
- Kozak, K. H. et Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, 13(11):1378–1389.
- Kremer, C. T., Thomas, M. K. et Litchman, E. (2017). Temperature-and size-scaling of phytoplankton population growth rates : Reconciling the Eppley curve and the metabolic theory of ecology. *Limnology and Oceanography*, 62(4):1658–1670.

- Krieger, J. R. et Kourtev, P. S. (2012). Bacterial diversity in three distinct sub-habitats within the pitchers of the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *FEMS microbiology ecology*, 79(3):555–567.
- Kritzberg, E. S., Duarte, C. M. et Wassmann, P. (2010). Changes in Arctic marine bacterial carbon metabolism in response to increasing temperature. *Polar Biology*, 33(12):1673–1682.
- Langenheder, S. et Székely, A. J. (2011). Species sorting and neutral processes are both important during the initial assembly of bacterial communities. *The ISME journal*, 5(7):1086.
- Lawrence, J. G. (2002). Gene transfer in bacteria : speciation without species ? *Theoretical population biology*, 61(4):449–460.
- Lebaron, P., Parthuisot, N. et Catala, P. (1998). Comparison of blue nucleic acid dyes for flow cytometric enumeration of bacteria in aquatic systems. *Appl. Environ. Microbiol.*, 64(5):1725–1730.
- Leibold, M. A. et McPeck, M. A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6):1399–1410.
- Leroi, A. M., Bennett, A. F. et Lenski, R. E. (1994). Temperature acclimation and competitive fitness : an experimental test of the beneficial acclimation assumption. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(5):1917–1921.
- Levine, J. M. et HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461(7261):254.
- López-Urrutia, Á. et Morán, X. A. G. (2007). Resource limitation of bacterial production distorts the temperature dependence of oceanic carbon cycling. *Ecology*, 88(4):817–822.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning : recent theoretical advances. *Oikos*, 91(1):3–17.
- Low-Décarie, E., Boatman, T. G., Bennett, N., Passfield, W., Gavalás-Olea, A., Siegel, P. et Geider, R. J. (2017). Predictions of response to temperature are contingent on model choice and data quality. *Ecology and evolution*, 7(23):10467–10481.

- Low-Décarie, E., Fussmann, G. F., Dumbrell, A. J. et Bell, G. (2016). Communities that thrive in extreme conditions captured from a freshwater lake. *Biology letters*, 12(9):20160562.
- Luhring, T. M. et DeLong, J. P. (2017). Scaling from metabolism to population growth rate to understand how acclimation temperature alters thermal performance. *Integrative and comparative biology*, 57(1):103–111.
- Magozzi, S. et Calosi, P. (2015). Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. *Global change biology*, 21(1):181–194.
- Margesiin, R. (2009). Effect of temperature on growth parameters of psychrophilic bacteria and yeasts. *Extremophiles*, 13(2):257–262.
- Marshall, D. J. et McQuaid, C. D. (2010). Warming reduces metabolic rate in marine snails : adaptation to fluctuating high temperatures challenges the metabolic theory of ecology. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 278(1703):281–288.
- Martin, T. L. et Huey, R. B. (2008). Why “suboptimal” is optimal : Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist*, 171(3):E102–E118.
- Mason, N. W., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D. et Argillier, C. (2008). Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77(2):285–296.
- McKittrick, M. C. (1993). Phylogenetic constraint in evolutionary theory : has it any explanatory power ? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1):307–330.
- Mercader, R. et Scriber, J. (2008). Asymmetrical thermal constraints on the parapatric species boundaries of two widespread generalist butterflies. *Ecological Entomology*, 33(4):537–545.
- Miller, T. E., Kneitel, J. M. et Burns, J. H. (2002). Effect of community structure on invasion success and rate. *Ecology*, 83(4):898–905.
- Mitchell, K. A. et Hoffmann, A. A. (2010). Thermal ramping rate influences evolutionary potential and species differences for upper thermal limits in *Drosophila*. *Functional Ecology*, 24(3):694–700.

- Monod, J. (1949). The growth of bacterial cultures. *Annual Reviews in Microbiology*, 3(1):371–394.
- Morita, R. Y. et Buck, G. E. (1974). Low temperature inhibition of substrate uptake. *Effect of the ocean environment on microbial activities*. University Park Press, Baltimore, pages 124–129.
- Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S. A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N. *et al.* (2006). Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology letters*, 9(5):575–588.
- Munch, S. B. et Salinas, S. (2009). Latitudinal variation in lifespan within species is explained by the metabolic theory of ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(33):13860–13864.
- Nebe-von Caron, G., Stephens, P., Hewitt, C., Powell, J. et Badley, R. (2000). Analysis of bacterial function by multi-colour fluorescence flow cytometry and single cell sorting. *Journal of microbiological methods*, 42(1):97–114.
- Nedwell, D. (1999). Effect of low temperature on microbial growth : lowered affinity for substrates limits growth at low temperature. *FEMS Microbiology Ecology*, 30(2):101–111.
- Nedwell, D. et Rutter, M. (1994). Influence of temperature on growth rate and competition between two psychrotolerant Antarctic bacteria : low temperature diminishes affinity for substrate uptake. *Applied and Environmental Microbiology*, 60(6):1984–1992.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, D., Chan, K., Daily, G. C., Goldstein, J., Kareiva, P. M. *et al.* (2009). Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1):4–11.
- Newell, S. et Nastase, A. (1998). Efficiency of insect capture by *Sarracenia purpurea* (*Sarraceniaceae*), the northern pitcher plant. *American Journal of Botany*, 85(1):88–88.
- O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P. et Weiss, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for

- marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(4):1266–1271.
- Oksanen, J. et Minchin, P. R. (2002). Continuum theory revisited : what shape are species responses along ecological gradients ? *Ecological Modelling*, 157(2):119–129.
- Overgaard, J., Kristensen, T. N., Mitchell, K. A. et Hoffmann, A. A. (2011). Thermal tolerance in widespread and tropical *Drosophila* species : does phenotypic plasticity increase with latitude ? *The American Naturalist*, 178(S1):S80–S96.
- Parmesan, C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918):37.
- Pawar, S., Dell, A. I. et Savage, V. M. (2015). From metabolic constraints on individuals to the dynamics of ecosystems. *Aquatic functional biodiversity : an ecological and evolutionary perspective*, pages 3–36.
- Peterson, C. N., Day, S., Wolfe, B. E., Ellison, A. M., Kolter, R. et Pringle, A. (2008). A keystone predator controls bacterial diversity in the pitcher-plant (*Sarracenia purpurea*) microecosystem. *Environmental Microbiology*, 10(9):2257–2266.
- Pham, V. H. et Kim, J. (2012). Cultivation of unculturable soil bacteria. *Trends in biotechnology*, 30(9):475–484.
- Plummer, G. L. et Jackson, T. H. (1963). Bacterial activities within the sarcophagus of the insectivorous plant, *Sarracenia flava*. *American Midland Naturalist*, pages 462–469.
- Pomeroy, L. R., Wiebe, W. J., Deibel, D., Thompson, R. J., Rowe, G. et Pakulski, J. D. (1991). Bacterial responses to temperature and substrate concentration during the Newfoundland spring bloom. *Marine Ecology Progress Series*, pages 143–159.
- Porter, J., Diaper, J., Edwards, C. et Pickup, R. (1995). Direct measurements of natural planktonic bacterial community viability by flow cytometry. *Appl. Environ. Microbiol.*, 61(7):2783–2786.
- Porter, J. et Pickup, R. W. (2000). Nucleic acid-based fluorescent probes in microbial ecology : application of flow cytometry. *Journal of microbiological methods*, 42(1):75–79.

- Prankevicius, A. B. et Cameron, D. M. (1991). Bacterial dinitrogen fixation in the leaf of the northern pitcher plant (*Sarracenia purpurea*). *Canadian Journal of Botany*, 69(10):2296–2298.
- Prescott, L., Harley, J. et Klein, D. (2003). *Microbiologie, seconde édition*. De Boeck-Wesmael SA, Bruxelles.
- Price, C. A., Weitz, J. S., Savage, V. M., Stegen, J., Clarke, A., Coomes, D. A., Dodds, P. S., Etienne, R. S., Kerkhoff, A. J., McCulloh, K. *et al.* (2012). Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology Letters*, 15(12):1465–1474.
- Props, R., Monsieurs, P., Mysara, M., Clement, L. et Boon, N. (2016). Measuring the biodiversity of microbial communities by flow cytometry. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11):1376–1385.
- Prosser, J. I., Bohannan, B. J., Curtis, T. P., Ellis, R. J., Firestone, M. K., Freckleton, R. P., Green, J. L., Green, L. E., Killham, K., Lennon, J. J. *et al.* (2007). The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature reviews. Microbiology*, 5(5):384.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5):652–661.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*, 3(4):349–361.
- Puspita, I. D., Kamagata, Y., Tanaka, M., Asano, K. et Nakatsu, C. H. (2012). Are uncultivated bacteria really uncultivable? *Microbes and environments*, page ME12092.
- Quinlan, A. V. (1981). The thermal sensitivity of generic Michaelis-Menten processes without catalyst denaturation or inhibition. *Journal of Thermal Biology*, 6(2):103–114.
- Rastrick, S. et Whiteley, N. (2011). Congeneric amphipods show differing abilities to maintain metabolic rates with latitude. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(2):154–165.
- Regaudie-de Gioux, A. et Duarte, C. (2012). Temperature dependence of planktonic metabolism in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 26(1).
- Revill, D. L., Stewart, K. W. et Schlichting, H. E. (1967). Passive dispersal of viable algae and protozoa by certain crane flies and midges. *Ecology*, 48(6):1023–1027.

- Rockwood, L. L. (2015). *Introduction to population ecology*. John Wiley & Sons.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H. *et al.* (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918):57.
- Saarinen, K., Laakso, J., Lindström, L. et Ketola, T. (2018). Adaptation to fluctuations in temperature by nine species of bacteria. *Ecology and evolution*, 8(5):2901–2910.
- Sand-Jensen, K., Pedersen, N. L. et Søndergaard, M. (2007). Bacterial metabolism in small temperate streams under contemporary and future climates. *Freshwater Biology*, 52(12):2340–2353.
- Savage, V. M., Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B. et Charnov, E. L. (2004). Effects of body size and temperature on population growth. *The American Naturalist*, 163(3):429–441.
- Sgro, C. M., Overgaard, J., Kristensen, T. N., Mitchell, K. A., Cockerell, F. E. et Hoffmann, A. A. (2010). A comprehensive assessment of geographic variation in heat tolerance and hardening capacity in populations of *Drosophila melanogaster* from eastern Australia. *Journal of evolutionary biology*, 23(11):2484–2493.
- Shiah, F.-K. et Ducklow, H. W. (1994). Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series*, pages 297–308.
- Shibata, A., Goto, Y., Saito, H., Kikuchi, T., Toda, T. et Taguchi, S. (2006). Comparison of SYBR Green I and SYBR Gold stains for enumerating bacteria and viruses by epifluorescence microscopy. *Aquatic Microbial Ecology*, 43(3):223–231.
- Siragusa, A. J., Swenson, J. E. et Casamatta, D. A. (2007). Culturable bacteria present in the fluid of the hooded-pitcher plant *Sarracenia minor* based on 16S rDNA gene sequence data. *Microbial ecology*, 54(2):324–331.
- Sørensen, T. H., Cruys-Bagger, N., Windahl, M. S., Badino, S. F., Borch, K. et Westh, P. (2015). Temperature effects on kinetic parameters and substrate affinity of Cel7A cellobiohydrolases. *Journal of Biological Chemistry*, 290(36):22193–22202.
- Spooner, D. E. et Vaughn, C. C. (2008). A trait-based approach to species’ roles in stream ecosystems : climate change, community structure, and material cycling. *Oecologia*, 158(2):307–317.

- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D. C. et Trzcinski, M. K. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology ? *Trends in ecology & evolution*, 19(7):379–384.
- Steen, H. B. (2000). Flow cytometry of bacteria : glimpses from the past with a view to the future. *Journal of microbiological methods*, 42(1):65–74.
- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range : how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2):240–256.
- Stewart, E. J. (2012). Growing unculturable bacteria. *Journal of bacteriology*, 194(16):4151–4160.
- Stillman, J. H. (2002). Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integrative and comparative biology*, 42(4):790–796.
- Stillman, J. H. et Somero, G. N. (2000). A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes* : influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(2):200–208.
- Sunday, J. M., Bates, A. E. et Dulvy, N. K. (2011). Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 278(1713):1823–1830.
- Terblanche, J., Janion, C. et Chown, S. (2007). Variation in scorpion metabolic rate and rate–temperature relationships : implications for the fundamental equation of the metabolic theory of ecology. *Journal of evolutionary biology*, 20(4):1602–1612.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F., De Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L. *et al.* (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970):145–148.
- van Berkum, F. H. (1988). Latitudinal patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in lizards. *The American Naturalist*, 132(3):327–343.

- Wang, Y., Hammes, F., De Roy, K., Verstraete, W. et Boon, N. (2010). Past, present and future applications of flow cytometry in aquatic microbiology. *Trends in biotechnology*, 28(8):416–424.
- West, G. B. et Brown, J. H. (2005). The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems : towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of experimental biology*, 208(9):1575–1592.
- Westman, W. E. (1980). Gaussian analysis : Identifying environmental factors influencing bell-shaped species distributions. *Ecology*, 61(4):733–739.
- White, P. A., Kalff, J., Rasmussen, J. B. et Gasol, J. M. (1991). The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microbial Ecology*, 21(1):99–118.
- Whitman, R. L., Byers, S. E., Shively, D. A., Ferguson, D. M. et Byappanahalli, M. (2005). Occurrence and growth characteristics of *Escherichia coli* and enterococci within the accumulated fluid of the northern pitcher plant (*Sarracenia purpurea* l.). *Canadian journal of microbiology*, 51(12):1027–1037.
- Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the great smoky mountains. *Ecological Monographs*, 26(1):1–80.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P. *et al.* (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10):1310–1324.
- Wiens, J. J. et Graham, C. H. (2005). Niche conservatism : integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36:519–539.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R. *et al.* (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *science*, 314(5800):787–790.
- Zubkov, M. V., Burkill, P. H. et Topping, J. N. (2006). Flow cytometric enumeration of DNA-stained oceanic planktonic protists. *Journal of Plankton Research*, 29(1):79–86.

Zwietering, M., De Koos, J., Hasenack, B., De Witt, J. et Van't Riet, K. (1991). Modeling of bacterial growth as a function of temperature. *Applied and Environmental Microbiology*, 57(4):1094–1101.

